ISSN 0181-1568

CRYPTOGAMIE

ALGOLOGIE

TOME 10 Fascicule 4 1989



LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12, RUE BUFFON, 75005 PARIS

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

Novembre 1989

MANUSCRITS

Les recommandations aux auteurs sont publiées dans le premier fascicule de chaque tome. Les auteurs sont priés d'adresser leurs manuscrits (en trois exemplaires) au Directeur-Rédacteur de *Cryptogamie, Algologie*, Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12 rue Buffon, 75005 Paris.

Les tirages à part et les illustrations sont à la charge des auteurs.

ABONNEMENTS ANNUELS

CRYPTOGAMIE comprend trois Sections:
Algologie, Bryologie-Lichénologie, Mycologie.

Abonnement à l'une ou l'autre Section pour 1990:
France .... (326 F ht) 332,85 F ttc
Étranger .... 357,00 F

Abonnement aux 3 Sections pour 1990:
France .... (918 F ht) 937,28 F ttc
Étranger .... 1000,00 F

Prière de bien vouloir envoyer le montant par chèque bancaire ou par chèque postal libellé à l'ordre de : A.D.A.C. - CRYPTOGAMIE (CCP La Source 34 764 05 S), et adressé à:

A.D.A.C. - CRYPTOGAMIE
12, rue Buffon, F-75005 Paris.

Cryptogamie, Algologie est indexé par *Aquatic Sciences Fisheries Abstracts Part 1, Biological Abstracts, Chemical Abstracts, Current Contents, Marine Science Contents Tables (F.A.O.)*, Publications bibliographiques du CDST (Pascal).

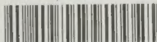
CRYPTOGAMIE
ALGOLOGIE

TOME 10 Fascicule 4 1989

Anciennement REVUE ALGOLOGIQUE
Fondée en 1922 par P. ALLORGE et G. HAMEL
Directeur-Rédacteur : P. BOURRELLY
Éditeur : A.D.A.C.

SOMMAIRE





CRYPTOGAMIE, ALGOLOGIE

Tome 10 Fascicule 4 1989

CONTENTS

Cryptogamie, Algol., 1989, 10 (4): 259-271

Origine et structure des synapses secondaires entre cellules du parasite *Gelidiocolax deformans* (Gelidiacées?, Rhodophytes) et son hôte *Gelidium sesquipedale* (Gelidiacées, Rhodophytes)

Juan A. SEOANE-CAMBA

Département de Botanique, Faculté de Pharmacie,
Université de Barcelone, Espagne.

RÉSUMÉ - L'étude au MET des relations intercellulaires entre *Gelidiocolax deformans* Seoane-Camba et *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Thuret montre qu'il s'agit de synapses complexes présentant deux zones différentes, séparées par une ligne médiane caractéristique.

L'analyse comparée de ces synapses avec celles existant normalement entre deux cellules adjacentes du même thalle, tant chez le parasite que chez l'hôte, met en évidence leur double origine: elles résultent en effet de la juxtaposition de deux synapses dont l'une provient de l'hôte et l'autre du parasite. Cette structure complexe paraît s'être différenciée à partir d'une synapse de type normal formée entre une cellule du parasite et une cellule intermédiaire à laquelle elle a donné naissance. Cette synapse, formée entre ces deux cellules, devient complexe lorsque le cytoplasme de la cellule intermédiaire a fusionné avec celui d'une cellule adjacente de l'hôte.

ABSTRACT - Transmission EM study of pit connections between *Gelidiocolax deformans* Seoane-Camba and *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Thuret revealed complex pit plugs with two structurally different zones separated by a characteristic lightly stained layer.

From comparisons of the complex host/parasite pig plugs with normal pit plugs of the parasite and of the host, we conclude that the host parasite pit plugs are composed of two coupled pit plugs, one belonging to the parasite, the other to the host.

The origin of the complex pit plug begin with the formation by the parasite of a pit plug between the conjunctor cell and its mother cell. This normal pit plug becomes a complex pit plug after the cytoplasm of the conjunctor cell fuse with that of an adjacent host cell.

RESUMEN - El estudio a MET de las conexiones intercelulares entre *Gelidiocolax deformans* Seoane-Camba y *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Thuret muestra que se trata de sinapsis complejas con dos zonas estructuralmente diferentes, separadas por una línea media característica.

El análisis comparado de estas sinapsis con las existentes normalmente entre dos células adyacentes del mismo talo, tanto del parásito como del huésped, pone en evidencia su doble origen; siendo la complejida de su estructura debida a la yuxtaposición de dos sinapsis, una procedente del huésped y la otra correspondiente al parásito.

Esta estructura compleja parece diferenciarse a partir de una sinapsis formada entre una célula del parásito y otra célula intermediaria producida por la primera . La sinapsis formada entre estas dos células se convierte en sinapsis compleja, cuando el citoplasma de la célula intermediaria se fusiona con el de una célula adyacente del huésped.

MOTS CLÉS : parasitisme, Rhodophycées parasites, cytologie, synapse, *Gelidium*, *Gelidiocolax*.

INTRODUCTION

L'existence d'espèces parasites chez les Rhodophycées a attiré l'attention des phycologistes depuis longtemps. Elles ont alimenté de nombreuses discussions et controverses relatives à leur origine, à leurs affinités systématiques et phylogéniques, ainsi qu'au fonctionnement des connexions cytoplasmiques qui s'établissent entre parasite et hôte (Setchell, 1914, 1918; Sturch, 1926; Feldmann & Feldmann, 1958, 1963; Martin & Pocock, 1953; Pocock, 1956; Baardseth, 1941; Fan, 1961; Evans *et al.*, 1978).

L'existence ou l'absence de synapses secondaires entre cellules du parasite et de son hôte paraissait être un fait relativement significatif permettant de déduire la similarité physiologique du parasite et de son hôte, précisant ainsi la proximité phylogénique des deux organismes (Feldmann & Feldmann, 1958; Fan, 1961).

Récemment, Peyrière (1977), Wetherbee & Quirck (1982a et b), Wetherbee *et al.* (1984), Goff & Coleman (1984, 1985) ont montré que le transfert du noyau cellulaire du parasite dans la cellule affectée de l'hôte est un processus préliminaire à la formation des synapses secondaires parasite hôte. D'après ces auteurs le noyau, ainsi que d'autres constituants cytoplasmiques du parasite, seraient introduits dans le cytoplasme de la cellule de l'hôte, généralement par l'intermédiaire d'une cellule produite par le parasite et appelée cellule de jonction ou cellule intermédiaire. Les synapses secondaires entre les cellules du parasite et celles de l'hôte sont formées sur la synapse primaire existant entre la cellule du parasite et la cellule intermédiaire qu'elle a produite, lorsque le cytoplasme de cette dernière cellule a fusionné avec celui de la cellule adjacente de l'hôte.

Les synapses entre cellules du parasite et de son hôte ne paraissent généralement pas différentes de celles existant entre les cellules contiguës du thalle du parasite (Kugrens & West, 1973; Goff, 1976; Peyrière, 1977). Cependant ces synapses sont parfois complexes: elles possèdent deux parties différentes, l'une semblable à celle déjà existante entre les cellules du parasite et l'autre similaire à celle de l'hôte (Wetherbee & Quirk, 1982 a et b; Wetherbee *et al.*, 1984).

Dans le complexe *Gelidiocolax deformans* Seoane-Camba / *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Thuret, différents caractères ont été décrits dans des publications antérieures (Seoane-Camba, 1982), et tout particulièrement la présence d'une hyperplasie ayant pour résultat une ramification massive des pinnules de l'espèce parasitée, ainsi que des structures semblables à des "disques" observées

en microscopie photonique dans les zones de contact entre les filaments du parasite et les cellules de l'hôte. Postérieurement, à la lumière d'observations réalisées au MET, nous avons décrit des connections intercellulaires complexes entre le parasite et l'hôte comme "complex pit valvules" ou "complex synaptic valvules" (Seoane-Camba, 1985).

Dans ce travail nous analysons nos nouveaux résultats dans le but de préciser les structures et l'origine de ces synapses secondaires.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel de *Gelidium sesquipedale* parasité, utilisé dans cette étude, a été récolté en Juillet 1983 à San Vincente de la Barquera (Santander) entre 7-10m de profondeur, ainsi qu'à Bayona (Pontevedra) à basse mer, en avril et août 1986 et 1987.

Le matériel a été fixé, sitôt après la récolte, par la glutaraldéhyde à 3% dans du tampon cacodylate de sodium 0,025 M à 4°C pendant 2 heures et postfixé dans le tétroxyde d'osmium à 1% pendant 2 heures. Après lavage et déshydratation progressive par l'alcool éthylique, le matériel a été inclus dans l'araldite (Durcupan ACM de Fluka). Les coupes ont été contrastées par l'acétate d'uranyl et le citrate de plomb préparé selon la méthode de Reynolds (1963).

RÉSULTATS

A la suite d'observations au MET les connections intercellulaires entre *Gelidiocolax deformans* et son hôte *Gelidium sesquipedale* ont pu être mises en évidence comme synapses secondaires. Mais ces synapses, quoique bien centrées, sont différentes des autres synapses car elles présentent un bouchon dissymétrique; celui-ci comporte en effet une face nettement plus convexe du côté du parasite que du côté de l'hôte (Figs. 1C; 3A, B, C; 4A et B).

Cette différence morphologique entre les deux faces s'accompagne d'une différence de structure: il existe en effet une bande dense aux électrons du côté du parasite, alors qu'elle est absente ou réduite à une ligne noire étroite du côté de l'hôte.

La densité et l'homogénéité des granules électrodenses internes du bouchon sont également différentes dans les deux zones: ils sont grossiers et irréguliers du côté du parasite, fins et réguliers du côté de l'hôte.

Par ailleurs, ces deux zones sont séparées par une membrane moins électrodense limitée de chaque côté par deux bandes différentes formées de granules électrodenses.

Les différences de densité et organisation de ces granules électrodenses localisés de part et d'autre de la membrane moyenne claire semblent indiquer que cette dernière correspond véritablement à la surface de contact des deux bouchons synaptiques; il s'agit donc là exactement de l'interface parasite-hôte.

En outre, cette synapse complexe présente normalement un double sillon très net (Fig. 1C; 3C; 4 A et B). Chacun d'entre eux est situé de part et d'autre de la membrane moyenne claire et correspond respectivement ainsi à une des zones du bouchon. Le plasmalemme qui n'est évident que dans certaines régions, tant chez le parasite que chez l'hôte, semble en réalité continu d'une cellule à l'autre. La membrane de séparation du bouchon synaptique et du cytoplasme des deux cellules parasite-hôte ne semblent cependant apparent que du côté de l'hôte.

L'origine de ces synapses complexes est montrée dans la Figure 2. Le phénomène paraît être initié par le parasite, *Gelidiocolax*. Une très petite cellule est formée latéralement par une des cellules du filament interne du parasite. Elle est séparée de la cellule mère par une cloison presque hémisphérique et plus fibrillaire que la paroi normale du parasite. La synapse primaire ainsi formée dans cette cloison présente toujours une membrane de séparation distincte du côté du cytoplasme de la petite cellule, mais apparemment absente du côté du cytoplasme de la cellule-mère. Cette petite cellule fusionne avec la cellule adjacente de l'hôte (Figs. 2B, C et D). Il semblerait ainsi qu'elle puisse être considérée comme cellule de jonction ou cellule intermédiaire (conjunctor cell) décrite par plusieurs auteurs sur différentes espèces d'algues rouges parasites.

Lorsque le cytoplasme d'une cellule intermédiaire fusionne avec celui d'une cellule adjacente de l'hôte, commence alors la formation d'un nouveau type de synapse du côté de la cellule intermédiaire. De cette façon, la synapse primaire de la cellule intermédiaire est transformée en synapse complexe parasite-hôte (Figs. 3A, B et C).

Cette nouvelle synapse est tout à fait comparable à celle commune hôte-hôte existant dans le thalle de *Gelidium* (Fig. 5 A); avec deux membranes (cap membranes) une du côté du cytoplasme et l'autre du côté du bouchon synaptique préexistant. Cette dernière membrane constitue ainsi la membrane moyenne moins électrodense de la synapse complexe.

DISCUSSION

Le genre *Gelidiocolax*, créé par Gardner en 1927, a été inclus dans les Gélidiacées (Feldmann & Feldmann, 1958). Pour Fan & Papenfuss (1959) ce genre est un alloparasite qui, d'après la structure du gonimoblaste adulte, doit être rattaché à la famille des Choreocolacées. Cette structure est celle que retrouvent Feldmann & Feldmann (1963) dans le gonimoblaste adulte de *Gelidiocolax christianae*; cependant il ne leur paraît pas démontré que le genre *Gelidiocolax* appartienne à la famille des Choreocolacées: si le gonimoblaste est bien différent de celui des Gélidiales, il le paraît être aussi de celui de *Harveyella* et *Choreocolax polysiphoniae*; de plus, le rameau carpogonial est bicellulaire chez *Gelidiocolax* et quadricellulaire chez *Harveyella* et *Choreocolax*. Ces auteurs estiment donc nécessaire "d'attendre que le développement des *Gelidiocolax* soit mieux connu pour se prononcer sur les affinités de ce genre". Toutefois l'étude de *G. christianae* leur permet de confirmer que le genre *Gelidiocolax* est un alloparasite et non pas un adelphoparasite.

Gelidiocolax deformans a été décrit en 1982 à la suite de l'étude morphologique comparée avec les autres espèces de *Gelidiocolax*, mais n'ayant pas trouvé

la génération gamétophytique on ne peut décider encore de la famille dans laquelle il convient de placer ce genre.

En se fondant sur les similitudes morphologiques et structurelles qui existent entre *Gelidiocolax deformans* et *G. christianae*, les conclusions de Feldmann & Feldmann (1963) sur les affinités phylogénétiques de *G. christianae* peuvent être appliquées à *G. deformans:* sa place dans les Choreocolacées n'est pas complètement justifiée; il ne s'agit pas d'un vrai adelphoparasite de *Gelidium*. Quoiqu'il en soit les connexions cytoplasmiques du *G. deformans* avec son hôte sont des synapses secondaires mais leur structure est très singulière et complexe.

La comparaison des synapses complexes avec les synapses normales du parasite et de l'hôte, semble montrer que les premières sont constituées par l'accouplement de deux d'entre elles, l'une venant du parasite et l'autre de l'hôte, tout en étant séparées par une membrane moins électrodense, tandis que les synapses normales ne présentent pas cette structure.

Quoique les synapses complexes entre algues parasites et leurs hôtes aient déjà été décrites par d'autres auteurs, nos observations complètent leurs résultats en révélant dans le complexe *Gelidiocolax deformans* / *Gelidium sesquipedale* une structure de transition entre les deux zones de ces synapses beaucoup plus spectaculaire que dans tous les autres cas décrits. La membrane claire entre deux régions plus électrodenses et plus ou moins apparentes de ces synapses complexes est une structure toujours présente, donc normale; elle semble correspondre au fait que les synapses de *Gelidium* possèdent habituellement une membrane très évidente séparant le bouchon synaptique des cytoplasmes des cellules correspondantes (cap membranes) (Fig. 5A). Une de ces membranes est déjà préexistante dans la synapse de la cellule intermédiaire.

Par ailleurs l'existence d'un double sillon évident dans ces synapses complexes montre très clairement que ces dernières correspondent véritablement à un accouplement de deux synapses complètes.

La signification fonctionnelle de l'absence de membrane (cap membrane) du côté du parasite est actuellement inconnue. Wetherbee (1979) et Wetherbee & Quirk (1982b) ont accordé un rôle fonctionnel à ces membranes. Selon ces auteurs leur absence dans les synapses indiquerait qu'il s'agit d'organites intracellulaires qui sont de véritables mécanismes actifs ("transfer connections" *in* Wetherbee, 1979); en revanche, leur présence indiquerait que les synapses seraient des éléments extracellulaires inactifs.

Cependant utilisant divers arguments, et devant les difficultés rencontrées pour déterminer le nombre et la position des membranes par suite de la fréquente opacité électronique des synapses à ce niveau, Pueschel (1980) est très prudent quant à l'interprétation fonctionnelle de ces structures, bien que la composition soit très particulière à ce niveau (Trick *et al.*, 1988). Goff & Coleman (1984, 1985) suggèrent en outre que dans le complexe *Choreocolax-Polysiphonia*, il y a transfert de l'information génétique contenue dans le noyau de la cellule intermédiaire qui paraît être ainsi un mécanisme de contrôle physiologique exercé par le parasite sur l'hôte.

Dans le cas présent les relations physiologiques entre le parasite et l'hôte semblent exister. L'hyperplasie développée ainsi que l'appauvrissement en grains d'amidons floridéens des parties parasitées du thalle par rapport aux autres

régions, sont des exemples permettant de suggérer que les matières nutritives passent de l'hôte au parasite, probablement en relation avec quelques stimulations communiquées par le parasite à l'hôte. Bien que ces hypothèses ne soient pas démontrées, ces relations se font, semble-t-il, nécessairement par ces synapses complexes.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie vivement le Service de Microscopie Electronique de l'Université de Barcelone de son importante assistance technique.

RÉFÉRENCES

BAARDSETH E., 1941 - The marine algae of Tristan da Cunha. *Results of the Norvegian Scient. Exped. to Tristan da Cunha*, 1937-1938, N° 9, 174p.

EVANS L.V., CALLOW J.A. & CALLOW M.E., 1978 - Parasitic red algae an appraisal. *In* IRVINE D.E.G. & PRICE J.H. (Eds.), *Modern Approaches to the taxonomy of red and brown algae*. Systematic Association Special Vol. 10, Acad. Press London, pp. 87-109.

FAN K.C., 1961 - Studies on *Hypneocolax*, with a discussion on the origin of parasitic red algae. *Nova Hedwigia* 3: 119-128.

FAN K.C. & PAPENFUSS G.F., 1959 - Red algalparasites occurring on members of the Gelidiales. *Madroño* 15: 33-64.

FELDMANN J. & G., 1958 - Recherches sur quelques Floridées parasites. *Rev. Gén. Bot.* 65: 49-127.

FELDMANN J. & G., 1963 - Une nouvelle espèce de Floridée parasite du genre *Gelidiocolax* Gardner. *Rev. Gen. Bot.* 70: 557-571.

GOFF L.J., 1976 - The biology of *Harveyella mirabilis* (Cryptonemiales, Rhodophyceae). V. Host responses to parasite infection. *J. Phycol.* 12: 313-328.

GOFF L.J. & COLEMAN A.W., 1984 - Transfer of nuclei from a parasite to its host. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 81: 5420-5424.

GOFF L.J. & COLEMAN A.W., 1985 - The role of secondary pit connections in red algal parasitism. *J. Phycol.* 21: 483-508.

KUGRENS P. & WEST J.A., 1973 - The ultrastructure of an alloparasitic red alga *Choreocolax polysiphoniae*. *Phycologia* 12 (3,4): 175-186.

MARTIN M.T. & POCOCK M.A., 1953 - South African parasitic Florideae and their hosts. 2. Some South African parasitic Florideae. *J. Linn. Soc. London* 55: 48-64..

POCOCK M.A., 1956 - South African parasitic Florideae and their hosts. Four minute parasitic Florideae. *Proc. Linn. Soc. London* 167: 11-41.

PEYRIERE M., 1977 - Ultra-structure d' *Harveyella mirabilis* (Cryptonemiales, Rhodophycée) parasite de *Rhodomela confervoides* (Ceramiales, Rhodophycée): origine des synapses secondaires entre cellules de l'hôte et du parasite et entre cellules du parasite. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, 285, D: 965-968.

PUESCHEL C.M., 1980 - Pit connections and translocation in red algae. *Science* 209: 422-423.

REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 17: 208-212.

SEOANE-CAMBA, J.A., 1982 - Sobre una Rodoficea parásita de Gelidiaceas. *Collect. Bot. (Barcelona)* 13: 911-918.

SEOANE-CAMBA J.A., 1985 - An ultrastructural and morphological study on the parasite *Gelidiocolax deformans* Seoane-Camba, as well as the cytological connections with its host *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Thuret. *Second Int. Phycol. Congress*. Copenhague, 4-10 August (Abstracts).

SETCHELL W.A., 1914 - Parasitic Florideae. 1. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 6: 1-34.

SETCHELL W.A., 1918 - Parasitism among the red algae. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 57: 155-172.

STURCH H.H., 1926 - *Choreocolax polysiphoniae* Reinsch. *Ann. Bot. (London)* 40: 585-605.

TRICK H., DICKENSON A. & PUESCHEL C., 1988 - Cytochemistry of red algal pit plugs. *J. Phycol.* 24 (2 suppl.).

WETHERBEE R., 1979 - "Transfer connections": specialized pathways for nutrient translocation in a red alga? *Science* 204: 858-859.

WETHERBEE R. & QUIRK H.M., 1982a - The fine structure and cytology of the association between the parasitic red alga *Holmsella australis* and its red algal host *Gracilaria furcellata*. *Protoplasma* 110: 153-165.

WETHERBEE R. & QUIRK H.M., 1982b - The fine structure of secondary pit connection formation between the red algal alloparasite *Holmsella australis* and its red algal host *Gracilaria furcellata*. *Protoplasma* 110: 166-176.

WETHERBEE H., QUIRK H.M., MALLET J.E. & RICKER R.W., 1984 - The structure and formation of host-parasite pit connections between the red algal alloparasite *Harveyella mirabilis* and its red algal host *Odonthalia floccosa*. *Protoplasma* 119: 62-73.

EXPLICATION DES FIGURES

Abréviations utilisées: cp, cytoplasme du parasite; ch, cytoplasme de l'hôte; ci, cytoplasme de la cellule intermédiaire; ml, membrane moyenne claire; pl, plasmalemme; pw, paroi de la cellule du parasite; hw, paroi de la cellule de l'hôte; fr, paroi fibrillaire de la cellule intermédiaire; pointes de flèche, sillons du bouchon synaptique.

Figure 1

Figs. A et B - Pustules sporifères du parasite *Gelidiocolax deformans* au microscope photonique et au microscope électronique à balayage respectivement. Echelle de A = 30μm. Echelle de B = 40μm.

Fig. C - Ultrastructure d'une synapse complexe entre une cellule du parasite et celle de l'hôte. Dans cette figure nous pouvons voir clairement la membrane moyenne moins électrodense (ml), ainsi que les différences de densité et l'organisation des granules électrodenses localisés de part et d'autre de cette membrane; la différence est beaucoup plus frappante dans les zones du bouchon proches des cytoplasmes respectifs; le double sillon synaptique (pointes de flèche) est très net ainsi que la structure fibrillaire typique de la surface de contact entre la paroi du parasite et celle de l'hôte (fr). Echelle = 0,5μm.

Figure 2

Fig. A - Cellule intermédiaire (ou cellule de jonction). On peut observer déjà ici la membrane claire entre le bouchon et le cytoplasme de la petite cellule (ml), ainsi que la structure fibrillaire de la paroi entre la cellule intermédiaire et sa cellule mère. Echelle = 1μm.

Fig. B, C et D - Différents types de fusion de la cellule intermédiaire avec la cellule de l'hôte. Echelle de B et C = 1μm. Echelle de D = 2μm.

Figure 3

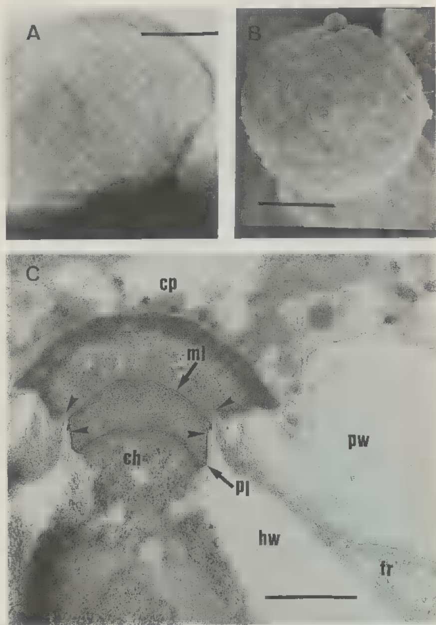
Figs. A, [redacted] et C - Ultrastructure des différentes étapes de développement des synapses complexes entre les cellules du parasite et celles de l'hôte. Dans toutes ces figures on peut remarquer, depuis le commencement de la formation de la zone du bouchon situé du côté de l'hôte, que cette zone est toujours plus lamellée à la surface de contact avec le cytoplasme de l'hôte; mais cette structure est toujours absente à la surface de contact avec le cytoplasme du parasite; remarquer aussi la structure fibrillaire entre la paroi du parasite et la paroi de l'hôte au niveau de la primitive cellule intermédiaire. Chaque échelle correspond à 0,5μm.

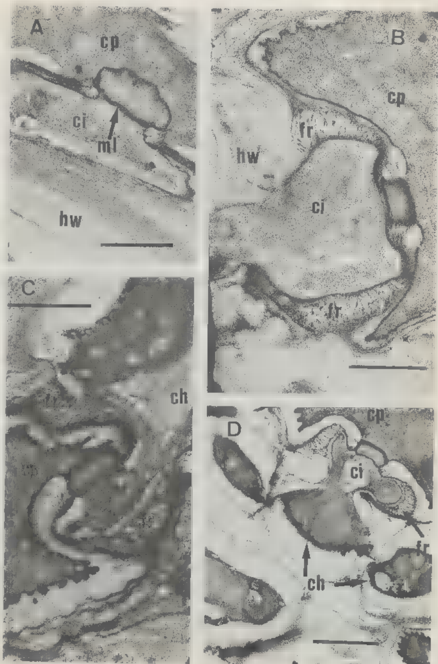
Figure 4

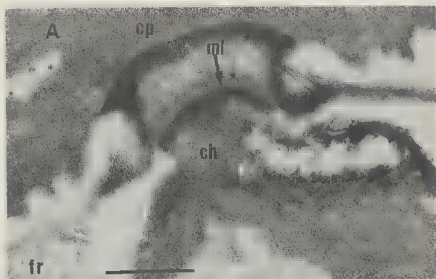
Figs. A et [redacted] - Ultrastructure de deux types de synapses complexes parasite-hôte bien développées. Chaque échelle correspond à 0,5 μm.

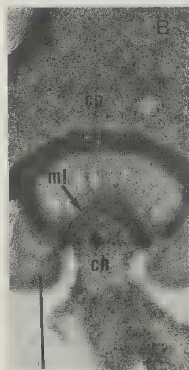
Figure 5

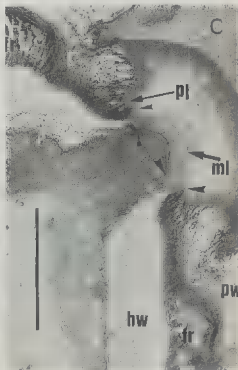
Figs. A et [redacted] - Ultrastructure des synapses simples et communes de l'hôte, A, et du parasite, B. On peut observer la différence de structure des deux bouchons, et aussi l'existence, ou non, des membranes entre le bouchon et le cytoplasme (cap membranes) dans la synapse de l'hôte et du parasite respectivement. Chaque échelle correspond à 0,5μm.

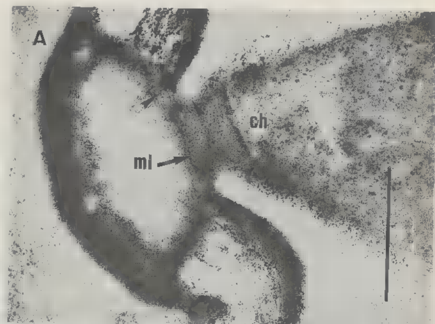

A
B
C
cp
ml
ch
pl
pw
hw
fr

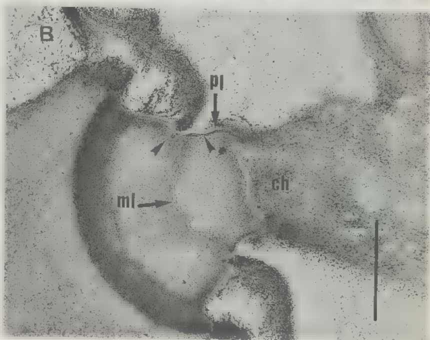

A
cp
ci
ml
hw
B
cp
fr
hw
ci
fr
C
ch
D
cp
ci
fr
ch

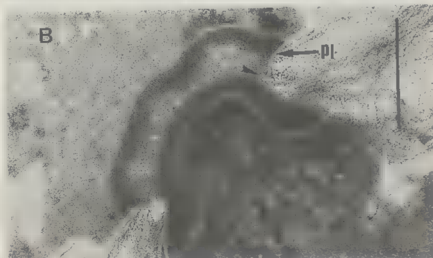

A
cp
ml
ch
fr


B
cp
ml
ch


C
fr
pl
ml
pw
hw
fr


A
ch
ml


B
pl
ch
ml


B
pl

Cryptogamie, Algol., 1989, 10 (4): 273-288

Recherche des corrélations dans le thalle de la Phéophycée *Bachelotia antillarum* 3: corrélations entre le système rampant et les filaments dressés, et discussion générale sur les corrélations

Sanaa SHANAB et Mahmoud Hafez ABDEL RAHMAN

Département de Botanique, Faculté des Sciences, Université du Caire, Egypte.

RÉSUMÉ - Chez *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Phéophycée, Ectocarpales), algue constituée d'un nématothalle hétérotriche, le maintien en culture de filaments - ou de segments de filaments - isolés a permis de préciser les corrélations qui existent entre filaments dressés (FD) et filaments rampants (FR), qui sont soit des filaments rampants principaux: FRP, soit des filaments rampants secondaires: FRS.

Les FD ont été utilisés soit munis, soit dépourvus de leur cellule-mère (CM, c'est-à-dire la cellule de FR par laquelle ils sont portés) et placés soit dans leur position normale verticale, soit en position horizontale.

Le développement obtenu à partir de FD réduits à leur cellule initiale montre que celle-ci est polarisée dès l'origine, qu'elle possède le pouvoir de former à la fois un FD et un FR et que la présence d'une CM n'est pas indispensable; toutefois, si cette dernière est absente et si la cellule initiale est en position couchée, la fréquence de formation d'un FD est fortement réduite. Les FD jeunes - mais encore dépourvus de méristème - ont une autonomie déjà affirmée et donnent quelles que soient les conditions un FD adulte. Enfin, les FD adultes (à méristème), après isolement, continuent leur développement; toutefois, leur zone basale reste inchangée et - surtout en position horizontale - leur zone apicale produit, à partir de la cellule terminale, un FR toujours accompagné d'un méristème néoformé à sa proximité. La polarité, forte chez les FD jeunes, est remplacée chez les adultes par une bipolarité qui se trouve stimulée par la position couchée.

Lorsque le thalle est amputé de ses FD, l'induction et la croissance des FRP et des FD ne sont pas modifiées alors que chez les FRS elles sont stimulées.

Les résultats obtenus au cours de l'ensemble de ces recherches sur les corrélations ont trait essentiellement à la polarité, à la dominance apicale et à un certain nombre d'inhibitions et de stimulations au sein du thalle.

La polarité semble uniforme chez les FR alors qu'elle est variable tout au long des FD. La structure des FD ne permet pas d'envisager chez ceux-ci l'existence d'une dominance apicale. Il en existe une au contraire chez le système rampant, mais ses caractères sont tout-à-fait particuliers. Elle n'est exercée que par la cellule apicale et se manifeste à la fois par une préséance des FRP et par une inhibition, strictement limitée à la cellule sous-apicale, de

la ramification; en outre, la préséance n'est pas due à une inhibition des FRS car ni leur séparation du thalle ni la décapitation du FRP n'entraîne une stimulation de leur croissance. Cette dominance "non corrélative" ne peut être expliquée entièrement par une cause de nature trophique ni par une action humorale; elle pourrait tenir à une croissance qui aurait des caractéristiques différentes chez les FRP et les FRS.

Il existe des corrélations d'inhibition des divisions intercalaires chez les FR, ainsi que des divisions "obliques" (qui sont à l'origine des FRS). En outre, un contrôle est exercé par les FRP, ainsi que par les FD, sur les FRS. Enfin, le système dressé reçoit une stimulation du système rampant, et réciproquement.

ABSTRACT - The Phaeophyceae *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Ectocarpales) is constituted of a heterotrichous nematothallus. Results of cultivation of filaments - or segments of filaments, - reveal the existing correlations between erect filaments (FD) and prostrate filaments (FR), the last ones being main prostrate filaments (FRP) or secondary prostrate filaments (FRS).

The FD have been used comprising their mother cell (CM = the FR cell that supports them) or not, and maintained in their normal vertical position or in a horizontal position

According to the developement of FD constituted of their initial cell only, it can be infered that: 1) this initial cell is genuinely polarized, 2) it can generate simultaneously one FD and one FR, and 3) the presence of the CM is not necessary; nevertheless, if this CM is lacking and if the initial cell is in horizonatal position, the frequency of FD formation is strongly reduced. Young FD - but still devoid of meristem - are autonomous and develop an adult FD in all conditions. Moreover, the adult FD (with meristem) go on in developing after excision; nevertheless, their basal zone don't varies and - especially in horizontal position - their apical zone generates from the terminal cell, one FR with always a neoformed meristem in its vicinity. The polarity is strong in the young FD but is replaced in the adult filaments by a bipolarity and this is stimulated in horizontal position.

In thalli in which FD have been suppressed, induction and growth of FRP and FD are not modified but they are stimulated in FRS.

During all these researches on the correlations, the results are essentially refered to the polarity, the apical dominance and a number of inhibitions and stimulations into the thallus.

The polarity seems to be uniform in the FR but it is variable all along the FD; the conditions in the FD don't permit to suppose an apical dominance in them, but reversely there are one in the creeping system, with very peculiar characters. It is caused by the apical cell only and expressed by a precedence of the FRP and by an inhibition of the ramification strictly restricted to the subapical cell; moreover, as neither the isolation of the FRP nor its decapitation result in a growth stimulation of the FRS, the precedence cannot be attributed to an inhibition of them. Such a "no correlative" dominance cannot be completely explained neither by a trophic cause nor by a hormonal process; it could be related to a growth of different characteristics in the FRP and the FRS.

Correlations of inhibition of the intercalary divisions and of the "oblique divisions" (initiating the FRS) are existing in the FR. FRP and FD are controling the FRS; the erect system is stimulated by the prostrate system, with reciprocity.

MOTS CLÉS : morphogenèse, corrélations, nématothalle, *Bachelotia*, Ectocarpales, Phéophycées.

INTRODUCTION

Parmi les rares travaux qui ont eu pour objet l'étude des corrélations chez des algues de type nématothallien, aucun n'a envisagé de rechercher celles qui pourraient exister entre des filaments rampants et les filaments dressés qu'ils portent (Shanab & Abdel Rahman, 1989).

Afin de réduire cette lacune, on a entrepris de rechercher si de telles corrélations existent chez la Phéophycée *Bachelotia antillarum* (Grunow) Gerloff (Ectocarpales), utilisée déjà avec succès dans des recherches de morphogenèse (Shanab, 1989; Shanab & Abdel Rahman, 1988a, 1988b, 1989; Shanab *et al.*, 1988; Shanab & Magne, 1985).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'origine du matériel et la structure du thalle de *B. antillarum* ont été indiquées dans une précédente publication (Shanab & Abdel Rahman, 1988a), ainsi que les conditions de culture (Shanab, 1989).

La méthode opératoire a consisté, sur des thalles déjà développés, à séparer du thalle soit des filaments dressés, soit des filaments rampants, soit encore des segments des uns ou des autres, et à en étudier le comportement en culture, comparativement à leur comportement dans le thalle complet. Pour les maintenir dans l'orientation voulue, on a utilisé leur capacité naturelle d'adhérer au substrat (Shanab & Magne, 1985).

Les expériences ont duré soit 4 jours (thalles sans système rampant), soit 3 jours (thalles sans système dressé). Elles ont toutes été exécutées deux fois et, sauf dans le second de ces cas, chaque sujet expérimental a comporté 50 individus.

Les sujets expérimentaux ont été dessinés à grossissement constant à la chambre claire avant et après expérience, avec les mêmes conventions que dans des publications précédentes (cf. Shanab, 1989; Shanab & Abdel Rahman, 1989). Les résultats sont récapitulés sous forme semi-schématique dans les figures jointes, accompagnées par l'indication de la fréquence des mitoses assortie d'un intervalle de confiance à $\pm$ 5%.

EXPÉRIENCES ET RÉSULTATS

A. Effet de la suppression du système rampant

La suppression du système rampant a pour conséquence immédiate de rendre les filaments dressés indépendants et de rompre ainsi toutes les relations qu'ils pourraient avoir entre eux: le système dressé est amené à l'état de filaments isolés. Le comportement de ceux-ci a été analysé en partant 1) de filaments encore constitués seulement de leur cellule initiale, 2) de filaments encore jeunes (non pourvus de méristème différencié) et enfin 3) de filaments adultes chez lesquels

	Position verticale		Position horizontale	
	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère
Avant				
Après	48; 50; 2; 50	43; 44; 7	50; 50	20; 46; 23; 7
Mitoses (cell./j.) (1)	6.67 ± [illegible].90	2.67 ± 0.63	7.20 ± 0.87	1.95 ± 0.68
(2)		1.68 ± 0.44		0.98 ± 0.49
(3)		0.99 ± 0.19		0.97 ± 0.19

Figure 1 - Effet de la suppression du système rampant sur les filaments dressés réduits à leur cellule initiale. [(1): dans l'ensemble filaments rampants ~ filaments dressés. - (2): dans les filaments dressés seulement. - (3): dans les filaments rampants seulement].

on peut distinguer une zone basale, une zone méristématique et une zone adulte (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1988a, fig. 1).

Chaque filament dressé naît sur une cellule de filament rampant, sa cellule-mère. Dans l'impossibilité de déterminer si cette cellule-mère doit, ou non, être considérée comme partie intégrante du filament dressé, les expériences ont été conduites parallèlement avec des filaments soit pourvus, soit dépourvus de cellule-mère.

1. Filament dressé à l'état de cellule initiale: Figure 1

Chez *B. antillarum*, la cellule initiale d'un filament dressé se distingue très tôt de ses voisines par sa position dorsale sur sa cellule-mère, ainsi que par son axe de développement vertical et non oblique par rapport à celui de cette dernière, ce qui est le cas pour les initiales de filaments rampants.

On peut se demander si cette particularité morphogénétique lui est propre, c'est-à-dire endogène, ou bien si elle dépend de la cellule-mère, ou encore si elle est liée à des facteurs externes.

Les résultats des expériences, récapitulés sur la figure 1, permettent de dégager les points suivants.

Tout d'abord, en présence de cellule-mère, la cellule initiale ne produit toujours qu'un filament dressé. Celui-ci s'allonge rapidement par des mitoses rapprochées dont toutes les cellules néoformées peuvent être le siège: il n'y a pas encore individualisation d'une zone méristématique. On constate aussi que l'orientation (verticale ou horizontale) de la cellule apicale est sans effet sur la suite du développement qui aboutit presque toujours à un filament de type dressé; ainsi, l'orientation de croissance de la cellule apicale est déterminée dès son origine.

En l'absence de cellule-mère, en revanche, la cellule initiale produit un filament rampant en plus du filament dressé; toutefois, l'activité néoformatrice se trouve fortement réduite par comparaison avec le cas précédent, ainsi que le montre l'examen des fréquences de mitoses (2,67 et 1,95 contre 6,67 et 7,20). En même temps, on note que cette fois l'orientation intervient; en effet, la production de filaments dressés conserve une valeur comparable à celle qu'elle avait dans l'expérience précédente si l'orientation normale a été conservée, tandis qu'elle chute de moitié si la cellule apicale est maintenue horizontalement.

On remarque en outre que, lorsque la cellule-mère est présente, elle est la seule à former dans tous les cas un filament rampant; en son absence, c'est la cellule initiale qui, en plus de la formation d'un filament dressé, assure la production d'un filament rampant à son pôle proximal. Ainsi, la cellule initiale de filament dressé possède déjà toutes les potentialités pour l'élaboration d'un thalle complet. La présence d'une cellule-mère n'est nécessaire pour la production d'un filament dressé que dans le cas d'une orientation horizontale et, de plus, ce rôle est limité: il y a encore 40% de réussite si elle est supprimée.

Enfin, l'observation déjà faite (Shanab & Abdel Rahman, 1989) qu'un système dressé ne semble pas pouvoir exister sans un système rampant, se trouve confirmée.

2. Filament jeune (sans méristème différencié): Figure 2

L'ensemble des résultats (Figure 2) montre que, à partir du moment où il est constitué de plusieurs cellules - tout en étant encore à croissance apicale, - le filament dressé se comporte de façon autonome: ni l'orientation ni la présence (ou l'absence) de la cellule-mère n'ont d'influence sur la suite de son développement; celui-ci conduit à la formation d'un filament de type dressé à méristème intercalaire, qui s'oriente toujours verticalement.

Là encore, lorsqu'elle est présente, la cellule-mère donne invariablement naissance à un filament rampant; ceci n'empêche pas la cellule basale du filament dressé d'en produire elle aussi, mais avec une fréquence moindre (surtout si le filament dressé est maintenu verticalement). Lorsque la cellule-mère est absente, la cellule basale du filament dressé la remplace dans cette fonction, avec une efficacité comparable.

	Position verticale		Position horizontale	
	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère
Avant				
Après (1)	50, 4, 50	50, 49	50, 14, 50	50, 48
Mitoses (cell./j.) (2)	13.55 ± 1.74	14.57 ± 1.84	12.63 ± 1.26	8.88 ± 1.20
(3)		12.17 ± 1.49		7.36 ± 0.97
(4)		2.40 ± 0.35		1.52 ± 0.23

Figure 2 - Effet de la suppression du système rampant sur des filaments dressés jeunes (sans méristème différencié). [(1): les parties grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de divisions. - (2): dans l'ensemble filaments rampants + filaments dressés. - (3): dans les filaments dressés seulement. - (4): dans les filaments rampants seulement].

La croissance du filament dressé pendant cette expérience conduit à la réalisation d'un filament adulte comportant les trois zones basale, méristématique et adulte. Mais son étude attentive montre que ses cellules terminales (cellule apicale + 2 à 5 cellules suivantes) ainsi que ses 2 ou 3 cellules les plus basales, sont respectivement les cellules terminales et basales du filament jeune d'origine; elles n'ont donc subi aucune division et se retrouvent inchangées après l'expérience.

3. Filament dressé adulte: Figure 3

D'emblée, les individus comportent les trois zones étagées caractéristiques dont l'individualité est ensuite conservée durant toute la durée de l'expérience. La zone méristématique continue à fonctionner normalement tandis que la zone basale persiste sans s'accroître. Toutefois cette dernière, comme au cours des expériences précédentes, produit des filaments rampants, surtout lorsque la cellule-mère a été supprimée; mais cette fonction n'est plus strictement l'apanage

	Position verticale		Position horizontale	
	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère	Avec cellule-mère	Sans cellule-mère
Avant				
Après (1) (2)	41, 9, 4	47, 3, 45, 16	26, 24, 10	9, 41, 40, 50
Mitoses (cell./j.) (3)	0.28 ± 0.26	0.05 ± 0.07	1.00 ± 0.38	4.12 ± 0.96
(4)	0.10 ± 0.10	2.16 ± 0.26	0.23 ± 0.15	4.84 ± 0.73
(5)	23.52 ± 2.17	21.02 ± 2.08	26.16 ± 2.62	33.10 ± 4.52
(6)	23.90 ± 2.53	23.23 ± 2.41	27.39 ± 3.15	42.06 ± 6.21

Figure 3 - Effet de la suppression du système rampant sur des filaments dressés adultes (avec méristème différencié). [(1): les partie grisées représentent les cellules qui ont persisté sans subir de division. - (2): les nombres sont relatifs aux sujets qui ont formé le filament indiqué par la flèche. - (3): dans le filament néoformé à l'apex. - (4): dans le (ou les) filament(s) rampant(s) né(s) des cellules de la zone proximale. - (5): dues à l'activité de la zone méristématique. - (6): total des trois régions (3), (4) et (5)].

de la cellule basale car elle s'étend aux deux cellules situées au-dessus, avec une fréquence décroissante à partir de la base. Ainsi, pour ne prendre comme exemple que les filaments de type dressé privés de cellule-mère et maintenus verticalement, la formation d'un filament rampant est intervenue chez 27 individus à partir de la cellule basale, chez 15 à partir de la suprabasale et chez 6 seulement à partir de la suivante (résultat non consigné sur la figure 3).

La zone apicale exprime ici une potentialité qui n'était pas apparue au cours des expériences précédentes: la production d'un filament de type rampant à partir de la cellule apicale elle-même. Ce phénomène, qui est particulièrement marqué lorsque le filament est horizontal et privé de cellule-mère, s'accompagne toujours de la néoformation d'une zone méristématique dans la partie apicale du filament dressé. La présence de ce méristème à cette place est un témoignage d'une modification des interactions corrélatives au sein du filament, se traduisant par l'initiation d'un deuxième méristème.

Mieux que les précédentes, cette expérience rend sensible l'évolution du filament dressé vers son état définitif: alors que la zone méristématique produit de nouvelles cellules, celles qui sont déjà formées passent à l'état de repos et les plus âgées à celui de sénescence. Ce dernier état semble favoriser la formation de filaments rampants; sur la figure 3 en effet, ainsi que sur les deux précédentes, on peut remarquer que ces filaments ne prennent naissance que sur les cellules les plus âgées qui, en principe, sont destinées à ne plus se diviser.

B. Effet de la suppression du système dressé

L'expérimentation dans ce cas a été restreinte à un petit nombre d'individus et n'a pas été évaluée quantitativement. Les conditions sont en effet beaucoup plus contraignantes: l'expérience exige que l'on parte de thalles déjà âgés (10 jours) et ceux-ci présentent des initiums de filaments dressés de tous âges qu'il est difficile de détruire à coup sûr sans léser les cellules voisines; aussi les plus jeunes, constitués d'une seule cellule, ont-ils été laissés en place.

Après avoir été ainsi mutilés, les thalles ont été remis en culture durant trois jours, ce qui permet une croissance suffisante pour apprécier, par l'observation directe, le développement des différentes catégories de filaments.

Les résultats d'ensemble n'ont statistiquement qu'une signification assez restreinte. Ils ont toutefois permis des remarques importantes.

En ce qui concerne l'action de la mutilation sur la croissance, les résultats sont variés. La croissance du filament rampant principal semble se poursuivre comme auparavant; il en est de même pour les filaments dressés (à l'état d'ébauches unicellulaires au début de l'expérience). Celle des filaments rampants secondaires, au contraire, semble plus active que dans les conditions normales; il y aurait donc compétition entre les filaments rampants secondaires et les filaments dressés. Curieusement, on constate que l'ablation d'un filament dressé porté par une cellule-mère qui a produit aussi un filament rampant secondaire ne perturbe pas la croissance de ce dernier, tandis que, s'il s'agit d'un filament dressé dont la cellule de base porte un filament rampant, son ablation entraîne un blocage du développement de ce dernier (Figure 4, respectivement A et B).

L'action de la mutilation sur l'induction de nouveaux filaments rampants ou dressés est variable elle aussi et semble suivre en parallèle l'action sur la croissance: alors que la formation de nouveaux filaments dressés se poursuit avec une fréquence inchangée, celle des filaments rampants secondaires semble stimulée.

DISCUSSION

Une cellule initiale de filament dressé ne se forme que sur un filament rampant; il est donc évident que le système dressé est induit par le système rampant.

Le comportement de la cellule initiale au cours des expériences a démontré qu'elle possède les potentialités de former aussi bien des filaments rampants qu'un filament dressé, ce dernier phénomène constituant son programme morphogénétique normal. Toutefois, ce programme peut être modifié puisque, lorsqu'elle est placée en position horizontale, elle produit avec une fréquence

élevée (50%) un filament rampant au lieu d'un filament dressé en absence de sa cellule-mère, mais aucun en présence de celle-ci: la position horizontale a un effet stimulateur sur la production de filaments rampants. Cet effet n'est plus apparent si on remplace la cellule initiale par un filament dressé jeune (Figure 2), mais il reparait avec un filament dressé adulte (Figure 3).

Enfin, cette série d'expériences montre que les caractéristiques du filament dressé varient en fonction de son âge et de son développement. A l'état encore unicellulaire, il est totipotent bien qu'influençable par les conditions externes. Devenu pluricellulaire mais encore jeune, il a acquis beaucoup plus d'indépendance; il est alors insensible à la position couchée, à l'absence de cellule-mère et même, exceptionnellement, à l'absence de système rampant. A l'état adulte enfin, son extrémité apicale peut initier un deuxième méristème.

DISCUSSION GÉNÉRALE SUR LES CORRÉLATIONS

La régénération peut être obtenue à partir de cellules isolées de thalle rampant ou de thalle dressé, et l'analyse de la morphogenèse normale montre que la forme rampante précède nécessairement la forme dressée, ce qui peut être considéré comme un premier signe de différenciation.

1 - **La polarité cellulaire** constitue également un élément de différenciation. Révélée au moment de la régénération, par la nature des productions formées au pôle et à l'antipôle, elle manifeste le plus souvent une intensité variable, selon un gradient, d'une extrémité à l'autre du thalle, l'intensité en chaque point s'appréciant à la proportion de régénérations à polarité normale par rapport aux régénérations à polarité inverse.

Chez les algues de type nématothallien, la polarité peut être très faible ou nulle (*Draparnaldia:* Larpent, 1968b et 1968c; *Rhodochorton:* Pearlmutter & Vadas, 1978) ou au contraire bien affirmée (*Acrochaetium:* Ducher, 1975; Larpent-Gourgaud & Larpent, 1973). Chez *B. antillarum*, elle est, dans le système rampant, d'une valeur uniforme semble-t-il (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1989, fig. 6, 7 et 8) mais, dans les filaments dressés, elle est variable au contraire le long de l'axe: tout d'abord forte dans la zone basale, elle devient faible au niveau du méristème qui surmonte celle-ci, puis redevient forte dans la zone adulte distale. Cette condition a été rencontrée ailleurs, sinon chez des formes nématothalliennes, du moins chez des formes cladomothaliennes ou siphonées. Ainsi, chez *Griffithsia furcellata* (L'Hardy-Halos, 1971) et chez *Pseudobryopsis myura* (Mayoub, 1975), la polarité est d'une valeur plus faible dans la partie moyenne du thalle que dans les extrémités. En revanche, elle semble constante d'une extrémité à l'autre du thalle chez *Schottera nicaeensis* (Perrone-Pesola & Felicini, 1981). On pourrait être tenté de voir, chez *B. antillarum*, une relation causale entre la présence d'un méristème et de ses cellules embryonnaires, et la diminution de la polarité au même point, mais les conditions dans les trois algues qui viennent d'être citées, dont la croissance est apicale, infirment cette idée. Il serait bon d'explorer le gradient de polarité chez d'autres algues à croissance intercalaire, telles que les *Cutleria*, les *Desmarestia* ou les Laminaires; le seul tra-

vail dont on dispose sur ce sujet (Saga & Sakai, 1977) semble bien indiquer que, chez ces dernières, la polarité au sommet du stipe serait plus faible qu'ailleurs.

2 - **La dominance apicale** ne peut s'envisager au sein des filaments dressés ni même entre système rampant et filaments dressés, ainsi que le montre un examen même superficiel des conditions de leurs développements respectifs. En revanche, certains caractères des filaments rampants amènent à supputer son existence parmi ceux-ci. Il existe en effet une préséance des filaments rampants principaux sur les filaments rampants secondaires, ce qui se traduit par une vitesse de croissance plus grande chez les premiers (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1988a, fig. 2A et B), il existe aussi, dans les filaments rampants principaux, une inhibition de l'induction de la ramification de la cellule sous-apicale par l'apicale, inhibition qui est levée par la résection de cette dernière (Shanab, 1989). Ce sont bien là, en effet, des conditions qui, selon Thimann (1954) et Champagnat (1961, 1965), définissent la dominance apicale. Toutefois, ces conditions sont ici assorties de particularités remarquables. Ainsi, l'inhibition exercée par l'apicale est strictement limitée à la cellule sous-apicale et en outre se manifeste avec d'autant plus d'évidence que les conditions trophiques sont plus déficientes. En outre, l'apex détruit n'est pas remplacé par une ébauche latérale substituée à lui, mais régénéré par la cellule sous-apicale. Enfin, la décapitation n'entraine aucune modification de l'induction ni de la vitesse de croissance des quelques ébauches situées au-dessous de la cellule apicale et, si celles-ci sont expérimentalement séparées de l'axe, leur croissance n'en est pas stimulée de façon significative (cf. ci-dessus, figure 1).

Les conditions sont donc très différentes de celles que l'on connait chez les plantes supérieures (Champagnat, 1965; Phillips, 1969; Guern & Usciati, 1972; Miginiac, 1974), chez le mycélium des champignons (Larpent, 1966) et même chez les algues à thalle cladomien, en dépit du fait que chez ces dernières la dominance apicale peut se présenter sous des aspects variés chez des formes pourtant assez comparables; ainsi, chez *Antithamnion* les cladomes principaux répriment l'allongement des cladomes secondaires (L'Hardy-Halos, 1971) tandis que chez *Apoglossum* ils en répriment l'induction (Abélard & L'Hardy-Halos, 1975; Abélard, 1977). Ces conditions sont à rapprocher de celles qui règnent chez *Draparnaldia* où la culture en milieu riche fait disparaître la préséance de l'axe (Kerimian, 1970a, 1970b) et chez les protonémas de mousses où l'apex s'auto-régénère et où existe ce même rapport entre la présence de conditions trophiques contraignantes (obscurité) et des manifestations de dominance de la part de l'apex. Larpent-Gourgaud (1969), qui a fait connaître ce phénomène, a pu dans certains cas en obtenir la réversion par un apport de glucose; la création de conditions de milieu analogues a été tentée pour *B. antillarum* au cours de ce travail mais malheureusement sa croissance à l'obscurité cesse très rapidement et les essais d'alimentation en hétérotrophie par de l'éthanol, de l'acide glycolique et du glucose n'ont donné aucun résultat (inédit): il semble que cette espèce soit photoautotrophe obligatoire, comme les Chaetophorales étudiées par Larpent-Gourgaud & Larpent (1970) et le *Vaucheria dichotoma* (Aberg, 1978).

Les hypothèses tendant à expliquer le mécanisme de la dominance apicale font appel essentiellement, soit à une cause trophique (l'apex détournerait à son profit les métabolites), soit à l'intervention de substances hormonales, soit même

à ces deux causes réunies. Le cas particulier de *B. antillarum* peut-il être rattaché à l'une d'elles?

Les tentatives d'appliquer à des algues des substances de croissance actives chez les plantes supérieures se sont multipliées. Bien que de sérieuses réserves aient été exprimées (voir en particulier Buggeln, 1976; Taylor & Wilkinson, 1977), certaines ont obtenu des effets positifs (Moss, 1965; Perrone & Felicini, 1974; Borowczak *et al.*, 1977; Fries, 1977; Chamberlain *et al.*, 1979; Gorham, 1979; Dworetzky *et al.*, 1980). Toutefois, tous ces travaux concernent uniquement des formes pseudoparenchymateuses ou même massives, alors que des essais sur du matériel filamenteux (prothalles de Laminaire) comparable à *B. antillarum* ont conduit à un échec complet (Cosson, 1979).

Au cours du présent travail, on n'a pas employé de substances de croissance. Leur intervention chez *B. antillarum* est en effet très douteuse, les conditions qu'on y rencontre s'éloignant notablement de celles qui existent chez les plantes supérieures: la préséance de l'axe n'est pas de nature corrélative et l'inhibition exercée par l'apicale ne s'applique strictement qu'à la cellule sous-apicale, ce qui s'accorde très mal à l'hypothèse d'une inhibition exercée par une substance issue de l'apex et dont la concentration décroîtrait progressivement à partir de celui-ci. On est ainsi conduit, au moins provisoirement en attendant de nouvelles investigations, à récuser l'hypothèse hormonale chez *B. antillarum*.

L'hypothèse d'un détournement trophique trouve un de ses meilleurs arguments dans le fait, souvent constaté chez les plantes supérieures, qu'en conditions de nutrition déficiente la dominance apicale se trouve renforcée alors qu'en milieu riche elle est au contraire atténuée. Or c'est bien ce que l'on observe chez *B. antillarum*: la capacité de ramification de la cellule sous-apicale, après suppression de l'apicale, est d'autant plus forte que la lumière fournie est plus faible. On pourrait donc admettre que les indices de dominance qui ont été constatés, résultent d'un détournement trophique au bénéfice de la cellule apicale. Toutefois, si cela était, un passage du régime de lumière faible à celui de lumière forte - celle-ci entraînant en principe un accroissement de substances trophiques disponibles - devrait, chez des filaments décapités, s'accompagner d'une augmentation de la fréquence de ramification: celle-ci est en effet stimulée par une élévation du niveau d'énergie lorsque cette dernière passe de 16 à 40, puis à 60μE m^{-2} s^{-1} (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1988a, fig. 1, Jl.). Or c'est l'inverse qui se produit au niveau de la cellule sous-apicale, tandis qu'au-dessous d'elle l'induction de filaments rampants secondaires se trouve effectivement stimulée (cf. Shanab, 1989, fig. 3). L'hypothèse d'un détournement trophique, pas plus que la précédente, ne peut donc expliquer les phénomènes observés.

Il semble cependant possible de proposer une explication, au moins en ce qui concerne la préséance de l'axe principal. L'étude de la croissance des différents types de filaments (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1988a, fig. 2 et 3) a montré que la vitesse de croissance des axes est, dans les conditions employées, toujours supérieure à celle des filaments rampants secondaires, ce qui leur assure constamment la prééminence. La croissance différencielle des deux types de filaments rampants, aboutissant à une préséance des filaments principaux, n'est donc pas de nature corrélative; elle résulte des caractéristiques différentes des deux types de filaments. Les autres cas décrits de dominance "non corrélative",

par exemple chez *Draparnaldia glomerata* (Larpent, 1968a; Kerimian, 1970a) peuvent sans doute être interprétés de la même manière.

L'induction des filaments dressés semble pouvoir, au moins provisoirement, se ramener à un phénomène de croissance. Elle accompagne en effet constamment celle des filaments rampants principaux, quelles que soient les conditions. En revanche, les conditions de leur allongement sont nettement différentes de celles de ces derniers.

Enfin, l'inhibition de la ramification de la cellule sous-apicale, que révèle la décapitation, s'éloigne des processus morphogénétiques que l'on rencontre ordinairement par des traits particuliers et même surprenants. C'est ainsi que l'on ne comprend pas comment cette inhibition peut être limitée à une seule cellule à l'exclusion de toutes les suivantes, alors que la "pression de mitose" est suffisante pour lui faire exécuter en moins de 48 h trois divisions cellulaires (cf. Shanab, 1989, fig. 2). Ce phénomène ne rappelle en rien le comportement, après ablation de la cellule apicale, de la cellule sous-apicale de la Phéophycée *Sphacelaria cirrosa*, le seul autre exemple étudié jusque-là chez une algue (Ducreux, 1977, 1983a, 1983b, 1984) et, en absence d'autres informations, il n'est actuellement pas possible d'en proposer une interprétation cohérente.

En définitive, il semble ne pas exister chez *B. antillarum* de système de corrélations réglant, au niveau de la ramification, la coordination du développement qui pourtant est nécessaire dans ce thalle structuré. Mais le présent travail ■ pu mettre en évidence l'existence d ■ corrélations intercellulaires, les unes d'inhibition, d'autres de stimulation.

3 - Corrélations d'inhibition

Une inhibition des divisions intercalaires existe dans tout le système rampant, alors que les filaments dressés (parvenus à l'état adulte) ne connaissent dans les conditions normales que des divisions de ce type. Toutefois, dans certaines circonstances, elles peuvent elles-même y être inhibées par l'acquisition d'une différenciation qui survient, soit dans les conditions normales par vieillissement, - et elle s'exerce alors essentiellement au niveau des zones A et B, - soit à la suite d'un traumatisme (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1989).

Également, une inhibition des divisions "obliques" (celles qui sont à l'origine des FRS) dans la cellule sous-apicale des filaments rampants semble bien, dans les conditions normales, être exercée par la cellule apicale, ainsi qu'on l'a discuté plus haut (cf. Shanab & Abdel Rahman, 1989).

D'autre part, il existe un contrôle exercé par les filaments rampants principaux sur les filaments rampants secondaires. On a vu en effet que les caractéristiques de la croissance sont très différentes entre ces deux types de filaments et que, d'autre part, lorsqu'un filament secondaire est isolé, il prend aussitôt les fonctions et les caractéristiques d'un filament principal; celles-ci étaient donc réprimées lorsque le filament était relié à l'axe.

Une inhibition de l'induction et de la croissance des filaments rampants secondaires par les filaments dressés peut aussi être mise en évidence. Si en effet on supprime ces derniers (cf. ci-dessus: Effet de la suppression du système dressé), le développement des premiers se trouve stimulé. Mais ceci est difficilement explica-

ble si le filament rampant principal ne joue qu'un rôle de support; on est conduit au contraire à lui reconnaître un rôle de stimulateur vis-à-vis des filaments secondaires, en particulier des filaments dressés.

4 - Corrélations par stimulation

La stimulation du système dressé par le système rampant, qui apparait ainsi à l'occasion de la résection des filaments dressés, a été mise en évidence de façon plus nette encore lors de l'étude des régénérations à partir des différentes zones des filaments dressés (cf. la discussion et les fig. 1 à 4 *in* Shanab & Abdel Rahman, 1989). On y a mis en évidence une induction du méristème par le système rampant; mais, à la réflexion, étant donné que la restauration d'un méristème ne peut avoir lieu, ainsi qu'on l'a démontré, qu'à partir d'une cellule encore douée de capacités embryonnaires, il s'agit d'une stimulation plutôt que

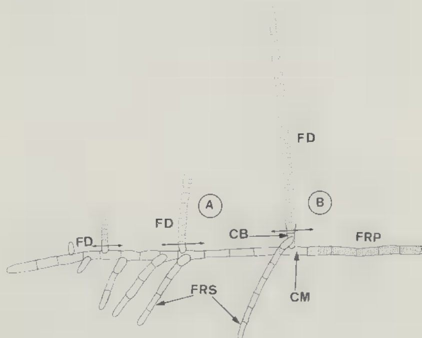


Figure 4 - Effet de la suppression d'un filament dressé sur le développement d'un filament rampant situé à sa base. En A: le filament rampant secondaire (FRS) dépend de la cellule-mère (CM) du filament dressé (FD); après ablation de celui-ci, sa croissance continue normalement. En B: le filament rampant dépend de la cellule de base (CB) du filament dressé; après ablation de celui-ci, sa croissance est bloquée (FRP :filament rampant principal).

d'une induction. Cette stimulation des filaments dressés est sans doute une des plus importantes corrélations au sein du thalle de *B. antillarum*. On ne sait malheureusement rien encore du déterminisme de l'induction de ces mêmes filaments: celle-ci semble accompagner presque automatiquement la croissance des filaments rampants principaux, et on ne peut pour le moment que la rattacher à celle-ci.

En retour, il existe une stimulation du système rampant par les filaments dressés. Ceci apparait au cours d'observations réalisées à la suite de l'ablation de filaments dressés dont la cellule-mère ou la cellule de base a produit un filament rampant (ci-dessus, figure 4). Si celui-ci dépend de la cellule-mère, il continue à croître après l'ablation, ce qui prouve qu'il reçoit au moins une stimulation venant du filament principal (figure 4, A). Si, au contraire, il dépend de la cellule de base du filament dressé (figure 4, B), la suppression de ce dernier arrête totalement sa croissance. Il recevait donc auparavant une stimulation du filament dressé qui ne lui parvient plus, et en outre il ne reçoit pas, comme le filament rampant de la figure 4A, de stimulation du filament rampant principal. Or, la transmission de celle-ci ne peut être assurée que par la cellule de base; si cette transmission ne se fait pas, ce ne peut être que par une incapacité temporaire de celle-ci, due au traumatisme de l'ablation, ou par une incapacité fondamentale des cellules de type dressé à transmettre une information relative aux filaments rampants.

BIBLIOGRAPHIE

ABÉLARD C., 1977 - Essai de mise en évidence des corrélations morphogènes entre les différents éléments d'un même cladome chez l' *Apoglossum ruscifolium*. *Bull. Soc. Phycol. France* 22: 111-122.

ABÉLARD C. & L'HARDY-HALOS M.-T., 1975 - Corrélations morphogènes entre les différents cladomes d'une même fronde chez l' *Apoglossum ruscifolium*. Premiers résultats expérimentaux. *Botaniste* 57: 15-28.

ABERG H., 1978 - Light and branch formation in the alga *Vaucheria dichotoma* (Xanthophyceae). *Physiol. Plant.* 44: 224-230.

BOROWCZAK E., KENTZER T. & POTULSKA-KLESN B., 1977 - Effect of gibberellin and kinetin on the regeneration ability of *Fucus vesiculosus*. *Biol. Pl.* 19: 405-412.

BUGGELN R.G., 1976 - Auxin, an endogenous regulator of growth in algae. *J. Phycol.* 12: 355-358.

CHAMBERLAIN A.H.L., GORHAM J., KANE D.F. & LEWEY S.A., 1979 - Laboratory growth studies on *Sargassum muticum*. II: Apical dominance. *Bot. Mar.* 22: 11-19.

CHAMPAGNAT P., 1961 - Dominance apicale, tropismes, épinastie. *Handb. Pflanzenphysiol.* 14 (1): 839-871.

CHAMPAGNAT P., 1965 - Physiologie de la croissance et de l'inhibition des bourgeons: dominance apicale et phénomènes analogues. *Encycl. Plant Physiol.* 15 (1): 1106-1164.

COSSON J., 1979 - Problèmes morphogénétiques posés et résolus à propos des gamétophytes de *Laminaria digitata*. *Rev. Algol.* n.s. 14: 79-80.

DUCHER M., 1975 - *Contribution à l'étude de la morphogenèse du thalle d'Acrochaetium sp.* Thèse 3e cycle, Clermont, 47p.

DUCREUX G., 1977 - Étude expérimentale des corrélations et des possibilités de régénération au niveau de l'apex de *Sphacelaria cirrosa. Ann. Sci. Nat. Bot. Biol. Vég.* 12e ser. 18 (2): 163-184.

DUCREUX G., 1983a - Analyse séquentielle du fonctionnement de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Sphacelariales, Phéophycées) et caractérisation des potentialités morphogénétiques des cellules initiales. *Cryptogamie, Algol.* 4: 37-53.

DUCREUX G., 1983b - Isolement expérimental des cellules terminales de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Sphacelariales, Phéophycées) et analyse comparée de leurs potentialités morphogénétiques. *Phycologia* 22 (4): 415-429.

DUCREUX G., 1984 - Experimental modification of the morphogenetic behaviour of the isolated sub-apical cell of the apex of *Sphacelaria cirrosa* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 20: 447-454.

DWORETZKY B., KLEIN R.M. & COOK P.W., 1980 - Effect of growth substances on "apical dominance" in *Sphacelaria furcigera* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 16: 239-242.

FRIES L., 1977 - Growth regulating effects of phenylacetic acid and p-hydroxyphenylacetic acid on *Fucus spiralis* (Phaeophyceae, Fucales) in axenic culture. *Phycologia* 16: 451-455.

GORHAM J., 1979 - Laboratory growth studies on *Sargassum muticum*. III: Effects of auxins and anti-auxins on extensive growth. *Bot. Mar.* 22: 273-280.

GUERN J. & USCIATI M., 1972 - The present status of the problem of apical dominance. *In* KALDEWEY & VARDAR (Eds.), *Hormonal regulation in plant growth and development.* Verlag Chemie Weinheim, pp. 383-400.

KERIMIAN T., 1970a - Étude des corrélations de croissance dans le thalle de *Draparnaldia mutabilis*. Notion d'unité de fonctionnement. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 271 D: 1511-1514.

KERIMIAN T., 1970b - Contribution à l'étude des corrélations intercellulaires dans le thalle de *Draparnaldia mutabilis. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 271 D: 1759-1762.

LARPENT J.P., 1966 - Caractère et déterminisme des corrélations d'inhibition dans le mycélium jeune de quelques champignons. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 7: 1-130.

LARPENT J.P., 1968a - Croissance et morphogenèse du thalle de *Draparnaldia mutabilis*. Étude préliminaire. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 266 D: 1476-1478.

LARPENT J.P., 1968b - Contribution à l'étude des manifestations de la polarité cellulaire dans le thalle de *Draparnaldia mutabilis. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267 D: 583-585.

LARPENT J.P., 1968c - Rôle de la polarité cellulaire et des corrélations intercellulaires dans la différenciation des rhizoïdes du *Draparnaldia mutabilis. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267 D: 1713-1716.

LARPENT-GOURGAUD M., 1969 - Déterminisme de la ramification et du bourgeonnement chez le protonema des Bryales. *Ann. Sci. Nat., Bot. Biol. Vég.* 12e ser. 10: 1-101.

LARPENT-GOURGAUD M. & LARPENT J.P., 1970 - Croissance et ramification comparées du thalle des algues et du protonema des Bryales. *Mém. Soc. Bot. France* 117: 161-170.

LARPENT-GOURGAUD M. & LARPENT J.P., 1973 - Lumière et morphogenèse du thalle de l' *Acrochaetium* sp. (Rhodophytes). *Experientia* 29: 1160-1162.

L'HARDY-HALOS M.T., 1971 - Recherches sur les Céramiacées et leur morphogenèse. III: Observations et recherches expérimentales sur la polarité cellulaire et la hiérarchisation des éléments de la fronde. *Rev. Gén. Bot.* 78: 407-491.

MAYOUB H., 1975 - Quelques observations sur la régénération du thalle de *Pseudobryopsis myura* (Codiales, Bryopsidacées). *Bull. Soc. Phycol. France* 20: 45-49.

MIGINIAC E., 1974 - Quelques aspects morphologiques, physiologiques et biochimiques de la dominance apicale. *Physiol. Vég.* 12: 689-720.

MOSS B., 1965 - Apical dominance in *Fucus vesiculosus*. *New Phytol.* 64: 387-392.

PEARLMUTTER N.L. & VADAS R.L., 1978 - Regeneration of thallus fragments of *Rhodochorton purpureum* (Rhodophyceae, Nemalionales). *Phycologia* 17: 182-190.

PERRONE C. & FELICINI G.P., 1974 - Dominance apicale et morphogenèse chez *Petroglossum nicaeense* (Phyllophoraceae). *Phycologia* 13: 187-194.

PERRONE-PESOLA C. & FELICINI G.P., 1981 - Polarité dans la fronde de *Schottera nicaeense* (Phyllophoracées). *Phycologia* 20: 142-146.

PHILLIPS I.D.J., 1969 - Apical dominance. *In* WILKINS (Ed.), *Physiology of plant growth and development*. Mc Graw Hill, London, pp. 165-202.

SAGA N. & SAKAI Y., 1977 - Studies on the morphogenesis of Laminariales plants. I: Regeneration of fragments from sporophytes of *Laminaria japonica*. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 25 (suppl.): 297-301.

SHANAB S., 1989 - Recherche des corrélations dans le thalle de la Phéophycée *Bachelotia antillarum*. I: Corrélations au sein du système rampant. *Cryptogamie, Algol.* 10 (1): 57-68.

SHANAB S. & ABDEL RAHMAN M., 1988a - Action de la photopériode sur la croissance la Phéophycée *Bachelotia antillarum*. *Cryptogamie, Algol.* 9 (2): 97-100.

SHANAB S. & ABDEL-RAHMAN M., 1988b - Action de la photopériode et de la température sur la ramification de la Phéophycée *Bachelotia antillarum*. *Cryptogamie Algol.* 9 (3): 183-193.

SHANAB S. & ABDEL RAHMAN M.H., 1989 - Recherche des corrélations dans le thalle de la Phéophycée *Bachelotia antillarum*. 2: Corrélations entre les différents segments d'un même filament. *Cryptogamie, Algol.* 10 (2): 153-169.

SHANAB S., JACQUES R. & MAGNE F., 1988 - Croissance et ramification du thalle de *Bachelotia antillarum*, cultivé en éclairements monochromatiques. *Plant Physiol. Biochem.* 26 (3): 303-311.

SHANAB S. & MAGNE F., 1985 - Influence de la lumière et de la pesanteur sur la morphogenèse du thalle de *Bachelotia antillarum* (Phéophycée, Ectocarpacée). *Cryptogamie, Algol.* 5 (4): 155-166.

TAYLOR P.E.I. & WILKINSON J.A., 1977 - The occurrence of gibberellins and gibberellin-like substances in algae. *Phycologia* 16: 37-42.

THIMANN K.V., 1954 - Correlations of growth by humoral influence. *Rapp. Communic. VIIIe Congr. Int. Bot., Paris* Sect. 11: 114-128.

Cryptogamie, Algol., 1989, 10 (4): 289-300

RÔLE DES OLIGOÉLÉMENTS DANS LE DÉVELOPPEMENT DES DINOFLAGELLÉS MARINS: EFFET DU FER CHÉLATÉ SUR LA CROISSANCE DE *PROROCENTRUM MINIMUM*

P. LASSUS et L. LE DEAN

Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer,
rue de l'Ile d'Yeu, BP 1049, 44037 Nantes Cedex.

RÉSUMÉ - Le traitement des effluents urbains au chlorure ferrique à la station d'épuration de Toulon produit au rejet des teneurs en fer excédant largement les valeurs moyennes en eau de mer. Une incidence potentielle sur le phytoplancton d'eau rouge a été envisagée, et en particulier sur *Prorocentrum minimum* Schiller, espèce dont les blooms sont de plus en plus fréquents sur le littoral méditerranéen. Des sels ferreux et ferriques à degré de solubilité variable en eau de mer ont été testés sur la croissance de cet organisme. Toutes les formes expérimentées améliorent considérablement la croissance par rapport à une eau de mer carencée en fer, en particulier le citrate ferrique. L'espèce étudiée semble pouvoir être considérée comme "opportuniste" compte tenu de sa capacité à utiliser aussi bien le fer particulaire ou soluble.

ABSTRACT - Ferric chloride treatment of domestic sewer discharge at Toulon Station induces iron concentrations in the plume exceeding mean values of natural sea water. A possible effect on red tide phytoplancton was considered especially on *P. minimum* Schiller, species increasingly blooming in Mediterrean nearshore waters. Ferric and ferrous salts, at different solubility levels in sea water, were tested for the growth of this algae. All experimented chemical forms increase considerably the growth when compared with iron deficient sea water medium, especially ferric citrate. This algal species seems to be an "opportunistic" one, using particulate as well as soluble iron.

MOTS CLÉS : fer, *Prorocentrum minimum*, croissance, rejets urbains.

INTRODUCTION

Parmi les éléments dominants analysés en juin 1985 dans le rejet de l'émissaire Saint Marguerite (Toulon) le fer occupait une place à part. En effet, le traitement de l'effluent au chlorure ferrique d'une part et les charges non négligeables avant traitement d'autre part faisaient que les teneurs dans le champ

proche excédaient largement les normes admises couramment en eau de mer océanique (5,5 à 140ng.l-1). Bien que le fer, sous forme réduite ou oxydée, ne soit pas à proprement parler un "toxique" pour l'environnement marin, les effets de "gêne biologique" dus aux floculats d'hydroxyde ferrique peuvent être évoqués, de même que le rôle de cet élément comme facteur limitant pour la production primaire. C'est ce deuxième aspect qui sera traité ici, compte tenu de l'innocuité certaine de ce métal vis-à-vis de la faune sessile ou vagile jusqu'à des teneurs aussi élevées que 20mg.l-1. En effet, de nombreux auteurs ont montré non seulement l'importance du fer pour la croissance d'organismes phytoplanctoniques, en particulier en milieu néritique estuarien, mais également son rôle probable dans l'initiation de blooms parfois constitués d'espèces à caractère toxique.

Dans ce cas, on peut considérer qu'il s'agit d'une nuisance indirecte et poser le problème général de l'impact potentiel du fer sur les écosystèmes phytoplanctoniques. Nous essayerons d'approcher cette question à partir d'essais expérimentaux visant à montrer l'importance de la biodisponibilité du fer en fonction de son état dans le milieu (particulaire, dissous, ionique ou chelaté). L'organisme test choisi: *Prorocentrum minimum* Schiller est un dinoflagellé à tendances estuariennes et qui provoque des "eaux rouges" dues à sa prolifération massive en période estivale. Ces phénomènes se développent depuis quelques années en Europe septentrionale et très récemment en France (Blanc & Leveau, 1972; Jacques & Sournia, 1979; Jochem, 1987; Kimor *et al.*, 1985; Lassus *et al.*, 1980; Neuer, 1986; Peres *et al.*, 1986).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Composés testés

Nous avons utilisé des complexants "forts", tels que l'EDTA, plus ou moins "faibles" comme les acides carboxyliques (citrate, lactate) et du chlorure ferrique pour comparer les effets sur la croissance des chélateurs et de la forme hydratée colloïdale du fer après oxydation.

Des solutions ont donc été préparées, respectivement de: chlorure ferrique $FeCl_3$, 6 H_2O, de Fer EDTA, de Citrate de fer Fe $(C_3H_5O_3)_3$, $3H_2O$ à même concentration en Fe_3 ou Fe_2 (lactate) soit: 500mg.l-1. Pour ces composés et pour d'autres, Johnston (1964) indique les valeurs de la constante de stabilité, $\log_{10}$ K, en eau de mer à pH: 8,0 (tableau I).

Par rapport aux solutions expérimentales testées ici, nous devions avoir dans nos milieux de culture, à même teneur en Fer_3 (Fe_2 pour le lactate) des quantités de fer complexé soluble telles que: Fe EDTA > Citrate de fer > > Lactate de fer > > > Hydroxyde ferrique.

Matériel végétal

La souche de *Prorocentrum minimum* utilisée est typiquement méditerranéenne et provient de l'algothèque de l'Unité 303 INSERM de Villefranche-sur-mer (fig. 1). Elle a été maintenue en culture au Laboratoire en milieu Erd-Schreiber de Provasoli (Provasoli *et al.*, 1957).

	Fe_2	Fe_3	
Acide nitrilotriacetique (NTA)	8,9	16,0	Chélateurs
Acide ethylenediamine tétra acétique (EDTA)	14,4	24,8 23,0 25,1	
Acide diethylenetriamine penta acétique (DTPA)	16,7	27,9 26,2	
Acide cyclohexylene diamine tetra acétique (CDTA)	18,2	28,2 29,3	
Acide citrique : $Fe(OH)_2Cit^{--}$		18,3	Acides carboxyliques
Acide lactique = Ac. acétique ?	(2,1 ?)		
Hydroxyde ferrique : $Fe(OH)_3$		$Ps=10^{-37}$	

Tabl. 1 - $\log_{10}K$ pour différents complexants du fer oxydé ou réduit en eau de mer (Johnston, 1964). Ps = produit de solubilité.

Nos essais ont été réalisés à partir d'une eau de mer naturelle prélevée au large du Croisic et filtrée sur membrane Sartorius (0,22 microns de porosité). Un stock de 25 litres d'eau de mer "exempte de fer" [(teneurs inférieures au seuil de détection de $5\mu g.l^{-1}$ avec la méthode à l'orthophénanthroline confirmée par la ferrozine (Stookey, 1970)] a été ainsi constitué. Toute la verrerie pyrex utilisée était soigneusement lavée avec une solution acide afin d'éviter des contaminations parasites. Pour chaque concentration (0 - 50 - 100 et $150\mu g.l^{-1}$ de fer) trois ballons de 250ml ont été inoculés avec la même concentration de *P. minimum* (10^2 cellules^{-1}) et la moyenne des effectifs cellulaires calculée tous les deux jours à partir de comptages sur cellules Nageotte. Les ballons étaient soumis à un éclairement 12/12 et agités tous les jours tandis que la température

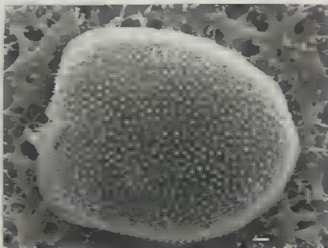


Fig. 1. — Microphotographie en microscopie électronique à balayage de *Prorocentrum minimum*, barre d'échelle = 1 micron.

d'expérience étant fixée à 20°C ± 1°C. La solution nutritive rajoutée à l'eau de mer filtrée correspond à un milieu EPA (Walsh & Alexander, 1980) sans fer. Afin de comparer plus facilement les croissances algales selon les différents sels de fer ajoutés, nous avons par la suite transformé la partie linéaire des courbes de croissance en droites de régression.

RÉSULTATS

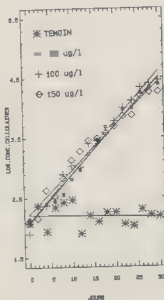
En observant les droites de régression exprimant la croissance sur la figure 2, il apparaît que la croissance cellulaire est comparable pour Fe lactate, Fe EDTA et $FeCl_3$, tandis que la croissance avec le citrate ferrique est plus importante et varie considérablement entre 50 et 100 µg.l⁻¹ alors qu'à 150 µg.l⁻¹ un phénomène de "saturation" semble intervenir.

L'amplitude des variations sur les mesures observées pour tous les essais était du même ordre, soit 11 % à 15 % pour les écarts minimums et maximums.

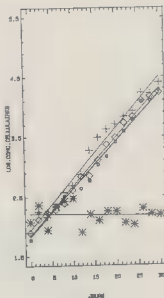
Dans un deuxième temps, nous avons comparé le rendement des différentes cultures (fig. 3) au début de la phase de plateau (25ème jour) selon la teneur en fer et la forme chimique testée.

Si la croissance est quasi nulle à moins de 5 µg.l⁻¹ de fer - ce qui confirme l'importance capitale de ce métal en tant qu'oligoélément pour la croissance de *P. minimum* - on observe une croissance optimale à 100 µg.l⁻¹, très nettement pour le citrate, de façon moins marquée avec le fer EDTA et le chlorure ferrique, tandis

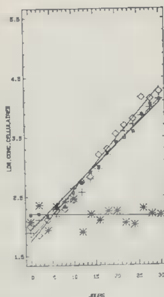
EDTA



FeCL3



LACTATE



CITRATE

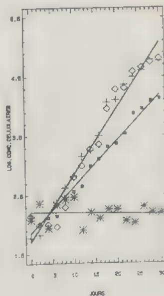


Fig. 2 - Influence de la forme chimique du Fer sur le développement de *P. minimum* droites de régression du taux de croissance en fonction du temps.

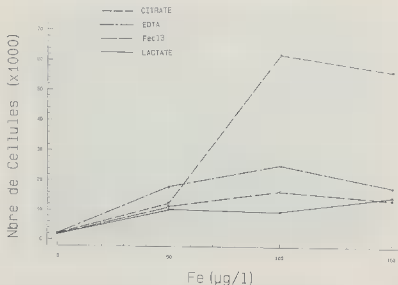


Fig. 3 - Croissances algales en fonction de la concentration en fer et des sels ferreux ferriques utilisés.

Fer (µg/l)	EDTA	$FeCl_3$	Lactate	Citrate
50	0,075 ± 0,038	0,094 ± 0,038	0,044 ± 0,022	0,043 ± 0,039
100	0,109 ± 0,036	0,103 ± 0,067	0,058 ± 0,020	0,100 ± 0,025
150	0,087 ± 0,020	0,079 ± 0,011	0,055 ± 0,037	0,058 ± 0,055
0	0,017 ± 0,038	0,017 ± 0,038	0,017 ± 0,038	0,017 ± 0,038

Tabl. II - Nombre de divisions par jour K = $\log_2$ (Cn-Co).tn-to, avec Cn et Co = concentrations cellulaires aux temps tn et to. Résultats pour les différents sels de fer testés.

que le lactate ferreux ne montre une amélioration de croissance qu'à 150μg.l^{-1}. Ces résultats sont confirmés par l'expression du taux de croissance K en fonction de la concentration en fer (tableau II).

Composé	Fe Valence	$\log_{10}K$	Conc. cell. 29ème jour. N. cell.l^{-1} 100	150
Fe-EDTA	3	23 ± 1	25 400	18 150
Fe-citrate	3	18,3	62 200	56 750
$Fe(OH)_3$	3	$PS=10^{-37}$	16 720	18 874
Fe-Lactate	2	≈ 2	9 933	14 080

Tab. III - Teneurs en fer correspondant aux densités cellulaires maximales observées le 29ème jour de croissance.

Espèces	Fer en µg/l	Auteurs
Cyclotella nana	2.6	RYTHER et KRAMER, 1961
Chaetoceros lorenzianus	6.5	"
Chaetoceros sp.	13 - 26	"
Pyramimonas sp.	1 300	"
Amphidinium carteri	65	"
Isochrysis galbana	130	"
Skeletonema costatum	130	"
Phaeodactylum tricornutum	50	HAYWARD, 1968
Dunaliella tertiolecta	65	DAVIES, 1970

Tabl. IV - Croissance optimale pour différentes espèces phytoplanctoniques et teneurs en fer correspondantes, selon différents auteurs.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Afin de mieux comprendre ces résultats, il est nécessaire de les interpréter en fonction des différents paramètres pouvant intervenir. C'est ce que nous avons résumé sur le tableau III.

Malgré une dissociation qui doit être très rapide au pH de l'eau de mer, le Fe_2 lié au lactate favorise peu la croissance, même si l'on peut supposer qu'il a été en grande partie oxydé en Fe_3. De plus, l'utilisation du fer particulaire ou soluble paraît identique chez *P. minimum.*

Par ailleurs, si l'on se réfère au tableau IV, la concentration optimale de fer pour la croissance de *P. minimum* ($100 \mu g.l^{-1}$) le classe parmi des espèces néritiques "demandeuses de Fer" *(Isochrysis, Skeletonema)* plutôt que comme une espèce de type "océanique" moins dépendante *(Cyclotella, Chaetoceros).*

Sachant par ailleurs (Trick *et al.*, 1983 a et b) que cette espèce, en milieu carencé en fer, est à même de produire un siderophore, la prorocentrine, on peut supposer que différents mécanismes physiologiques lui permettent d'utiliser aussi bien Fe_2 que Fe_3 sous forme soluble ou particulaire. Néanmoins, les vitesses d'assimilation doivent jouer évidemment fortement sur les taux de croissance.

Comme le rappellent Aubert & Aubert (1986), de nombreux auteurs ont démontré l'importance du fer dans la productivité marine: Allen & Nelson (1910), Cooper (1935), Thompson & Bremmer (1934), Lewis & Goldberg (1954), Armstrong (1957), Schaeffer & Bishop (1958). Cependant, il semble que les tentatives réalisées "in situ" pour déceler une correspondance entre teneurs analysées et production primaire n'aient pas abouti (Menzel & Ryther, 1961; Aubert & Aubert, 1986) en raison du suivi trop ponctuel de phénomènes obéissant à une certaine dynamique spatiotemporelle.

C'est pourquoi la plupart des travaux concernant la biodisponibilité et les taux d'absorption du fer par les algues unicellulaires ont été réalisés à partir de cultures monospécifiques "in vitro".

En ce qui concerne les diatomées, Harvey, en 1938, propose un rôle direct de l'hydrate $Fe(OH)_3$ adsorbé sur la croissance. Plus tard, Aubert *et al.* en 1968, testent deux formes chimiques du fer: l'oxyde Fe_2O_3 et l'hydroxyde (après introduction dans le milieu de sulfate ferreux ammoniacal) sur la croissance d' *Asterionella japonica* Cleve. Ils en concluent que la première est inutilisable alors que la seconde améliore la croissance par rapport à un milieu carencé en fer. Avec la même espèce, Goldberg en 1952, avait montré que la croissance était nulle pour des teneurs inférieures à 0,8 micromoles l^{-1} et que le fer sous forme d'humate favorisait moins la croissance que le fer colloïdal. En 1968, Hayward étudie le rôle du fer sur la croissance de *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin et montre que cette diatomée peut l'utiliser sous forme particulaire pour autant qu'il atteigne au moins la teneur de $45 \mu g\ l^{-1}$ dans le milieu. Par ailleurs, il montre qu'une absence de fer dans la culture provoque, outre une chute de la croissance, une dépigmentation cellulaire, cette dernière étant "récupérable" si l'on rajoute du fer. Enfin en 1969, le même auteur montre à quel point cette espèce est tolérante pour des concentrations plus élevées ($4{,}2 mg\ l^{-1}$). Toujours avec *P. tricornutum*, des essais d'enrichissement avec différentes formes chimiques du fer ($FeSO_4$, $FeCl_3$, FeEDTA, citrate de fer et d'ammonium) ont été tentés contre un témoin carencé en fer (Lassus, 1974) et ont montré également

une amélioration de croissance sensible, en particulier avec le citrate et le fer EDTA. En ce qui concerne les chlorophycées, notons que Davies (1970) a également démontré la nécessité du fer pour la croisssance de *Dunaniella tertiolecta* Butcher.

Plus récemment, et avec les diatomées, les travaux les plus intéressants ont probablement été réalisés sur *Thalassiosira weissflogii* Grun. En 1980, Anderson & Morel démontrent chez cette espèce, la nécessité d'une réduction $Fe_3 \rightarrow Fe_2$ pour l'assimilation du fer par la cellule, et ceci au moyen d'un complexant fort, le BPDS, spécifique de Fe_2. En présence de BPDS qui stabilise le Fe_2 présent dans le milieu, l'utilisation par la cellule de celui-ci est complètement inhibée. Par la suite, les auteurs (1982) détaillent le mécanisme de transfert membranaire en mettant en évidence le rôle d'un complexe métallique, la phytotransferrine, dont l'activité sur Fe_2 est contrôlée par le pseudo-équilibre du fer libre dans le milieu.

D'une façon plus générale, Takahashi & Fukazawa (1982) séparent les espèces réagissant aux macro- (sels nutritifs) ou micronutriments (cas du fer). Dans le premier cas, ils placent *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve, *Thalassiosira* sp. et *Eutreptiella* sp. Dans le second groupe, on rencontre *Heterosigma* et *Gymnodinium* sp. (type intermédiaire) qui sont stimulés par le fer et le manganèse relargués à partir des sédiments anoxiques vers la colonne d'eau (première espèce) ou par le fer et la vitamine B 12 en milieu oligotrophe (deuxième espèce).

Pour ce qui concerne les dinoflagellés, et plus spécifiquement, les espèces responsables "d'eaux rouges", Iwasaki (1973) sépare en trois classes les organismes phytoplanctoniques provoquant des efflorescences exceptionnelles sur les côtes japonaises selon leurs besoins nutritifs: ceux qui dépendent de l'azote et du phosphore apportés par le lessivage des sols, ceux qui sont stimulés par de fortes teneur en fer et ou en manganèse, et enfin ceux qui sont stimulés par des substances organiques telles que les bases puriques et pyrimidiques. On trouve dans les 2ème et 3ème groupes le genre *Exuviaella (= Prorocentrum)* qui se trouve être favorisé à la fois par le fer d'origine industrielle et par les rejets urbains. Ce fait est généralisable à d'autres dinoflagellés puisque, en 1974, Kim & Martin montrent la valeur prédictive d'un "index fer" pour les eaux rouges à *Gymnodinium breve* Davis, tandis que Glover (1978) démontre une relation "in situ" entre blooms de dinoflagellés et teneurs en fer. Enfin, selon Okaichi (1983), les causes des eaux rouges toxiques rencontrées dans les eaux japonaises seraient en grande partie imputables aux apports de polluants. La chélation des déchets industriels avec le fer aurait des effets stimulants reconnus sur *Eutreptiella* sp., *Heterosigma akashiwo* Hada, *Prorocentrum triestinum* Schiller. Par ailleurs (Montani & Okaichi, 1982) une corrélation étroite entre le fer réactif et le carbone organique a été trouvée dans les sédiments "réducteurs" d'une baie japonaise: le fer organique séparé sur Sephadex aurait une activité très stimulante sur la croissance de *Chattonella antiqua*. (Hada) Ono et Takano.

En France, *Prorocentrum minimum* a provoqué des eaux rouges à plusieurs reprises soit dans des zones soumises à des rejets industriels importants (usines de dioxide de Titane) et riches en fer (baie de Seine), soit à proximité de débouchés estuariens (delta du Rhône) avec dans tous les cas une affinité estivale pour les fortes dessalures superficielles, le lessivage des sols consécutif à des pluies abondantes et des températures superficielles élevées.

En prenant comme hypothèse une influence possible de la charge en fer de l'émissaire Saint Marguerite - liée à la présence de chélateurs organiques dans le rejet - sur les populations phytoplanctoniques côtières, le choix de *P. minimum* comme la meilleure espèce "test" est donc confirmé.

Expérimentalement, il apparait qu'en milieu non carencé en fer, la croissance optimale est observée à 100μg.l^{-1}, ce qui classe cette espèce parmi les algues unicellulaires néritiques à besoins en fer élevés et que, d'autre part, la forme chimique du fer présent dans le milieu influe peu sur son utilisation au niveau particulaire soluble. Ces observations diffèrent de celles de Lewin & Chen (1971) qui insistent sur le fait que seule l'adjonction d'EDTA dans un milieu de culture autoclavé rend le fer biodisponible pour la croissance du phytoplancton. Cependant, Wells *et al.* (1983) ont montré expérimentalement que l'hydroxyde ferrique sous forme colloïdale pouvait être une source de fer pour *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal selon la stabilité thermodynamique du colloïde. En revanche, le Fe_3 semble mieux utilisé que Fe_2 tandis que le citrate ferrique montre un effet plus favorable sur la croissance de *P. minimum*.

En résumé, il semble que cette espèce d'eau rouge puisse être favorisée par rapport à d'autres lors d'un apport en fer particulaire ou soluble dans le milieu compte tenu de sa facilité d'adaptation aux différents sels ferriques testés. Ces résultats confirment le rôle du fer dans les eaux colorées à dinoflagellés (Yamochi, 1984).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN E.J. & NELSON E.W., 1910 - On the artificial culture of marine diatoms. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 8: 421-474.

ANDERSON M.A. & MOREL F.M., 1980 - Up take of Fe (II) by a diatom in toxic culture medium. *Mar. Biol. Lett.* (1): 263-268.

ANDERSON M.A. & MOREL F.M., 1982 - The influence of aqueous iron chemistry on the uptake of iron by the coastal diatom *Thalassiosira weissflogii*. *Limnol. Oceanogr.* 27: 789-813.

ARMSTRONG F.A.J., 1957 - The iron content of sea water. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 36: 509-517.

AUBERT M., GAMBAROTTA J.P. & LAUMOND F., 1968 - Rôle des apports terrigènes dans la multiplication du phytoplancton marin. Cas particulier du fer. *Rev. Int. Oceanogr. Méd.* 12: 75-119.

AUBERT M. & AUBERT J., 1986 - Eutrophie et dystrophie en milieu marin. Phénomènes planctoniques et bactériens. *Rev. Int. Oceanogr. Méd.*, 83-84. Ministère de l'Environnement, 302p.

BLANC F. & LEVEAU M., 1972 - Étude de la zone d'eutrophisation correspondant à l'épandage des eaux du Rhône. Programme biologique International. *Compt. Rend. Activité Particip. franç.*, 107-109.

COOPER L.H.N., 1935 - Iron in the sea and in marine plankton. *Proc. Roy. Soc. London* 118 B: 419-438.

DAVIES A.G., 1970 - Iron, chelation and the growth of marine phytoplankton I. Growth kinetics and Chlorophyll production in cultures of the euryhaline flagellate *Dunaliella tertiolecta* under iron-limiting conditions. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 50: 65-86.

GLOVER H.E., 1978 - Iron in Maine coastal waters: seasonal variation and its apparent correlation with the dinoflagellate bloom. *Limnol. Océanogr.* 23: 534-537.

GOLDBERG E.D., 1952 - Iron assimilation by marine diatoms. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 102: 243-248.

HARVEY H.W., 1938 - The supply of iron to diatoms. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 22: 205-225.

HAYWARD J., 1968 - Studies on the growth of *Phaeodactylum tricornutum*. II. The effect of iron on growth. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 48: 215-302.

IWASAKI H., 1973 - The physiological Characteristics of Neretic Red Tide Flagellates. *Bull. Plankton Soc. Japan* 19, 2: 104-114.

JACQUES G. & SOURNIA A., 1979 - Les "eaux rouges" dues au phytoplancton en Méditerranée. *Vie et Milieu* 28-29, 2ème sér. AB: 157-187.

JOCHEM F., 1987 - *Zur Verbreitung und Bedeutung des autotrophen Ultraplankton.* Dipl. Arb. Univ. Kiel.

JOHNSTON R., 1964 - Sea water, the natural medium of phytoplankton II. Tracemetals and chelation, and general discussion. *J. Mar Biol. Assoc. U.K.* 44: 87-109.

KIM Y.S. & MARTIN D.F., 1974 - Interrelationship of Peace River parameters [redacted] a basis of the iron index: a predictive guide to the Florida red tide. *Water Research* 8: 607-616.

KIMOR B., MOIGIS A.G., DOHMS V. & STIENEN C., 1985 - A case of mass occurrence of *Prorocentrum minimum* in the Kiel fjord. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 27: 209-215.

LASSUS P., 1974 - *Étude de la toxicité de solutions acides de sels de fer sur le plancton marin.* Thèse 3ème cycle. Biol. Appliquée. Univ. Aix-Marseille I.

LASSUS P., MAGGI P. & BESSINETON C., 1980 - Les phénomènes d'eau colorées de la baie de Seine en 1978. *Science et Pêche. Bull. Inst. Pêches Marit.* 298: 1-28.

LEWIN J., CHEN C.H., 1971 - Available iron: a limiting factor for Marine Phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 16: 670-675.

LEWIS G.J. & GOLDBERG E.D., 1954 - Iron in marine waters. *J. Mar. Res.* 13, 1-3: 183-197.

MENZEL D.W. & RYTHER J.H., 1961 - Nutrient limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron. *Deep sea* 7: 276-281.

MONTANI S. & OKAICHI T., 1982 - Iron in sediments and pore water of the Harima-Nada. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish* 48, 10: 1473-1479.

NEVER S., 1986 - Okologische Beobachtunger an Sommerlichen Planktongemeinschaften in der Kieler Bucht. *Dipl. Arb. Univ. Kiel.* 76p.

OKAICHI T., 1983 - Marine environmental studies on outbreaks of red tides in neritic waters. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 39: 267-278.

PERES J.M., LABORDE P., ROMANO J.C. & SOUZA-LIMA Y., 1986 - Eau rouge à *Noctiluca* sur la côte de Provence en juin 1984. Essai d'interprétation dynamique. *Ann. Inst. Océanogr. Nouvelle Série* 62, 1: 85-116.

PROVASOLI L., Mc LAUGHLIN J.J.A. & DROOP M.R., 1957 - The development of artificial media for marine algae. *Arch. Mikrobiol.* 25, 8: 392-428.

RYTHER J.H. & KRAMER D.D., 1961 - Relative iron requirement of some coastal and offshore Plankton algae. *Ecology* 42, 2: 444-446.

SCHAEFFER M.B. & BISHOP Y.M.M., 1958 - Particulate iron in offshore waters of the Panama bight and in the Gulf of Panama. *Limnol. and Oceanogr.* 3, 2: 137-149.

STOOKEY L.L., 1970 - Ferrozine a new Spectrophotometric reagent for Iron. *Analytical Chemistry* 42: 779-781.

TAKAHASHI M. & FUKAZANA N., 1982 - A Mechanism of "Red Tide" formation. II. Effect of Selective Nutrient stimulation on the growth of Different Phytoplankton species in natural water. *Mar. Biol.* 70: 267-273.

THOMPSON T.G. & BREMMER R.W., 1934 - The occurrence of iron in the waters of the North east Pacific Ocean. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 9, 1: 39-47.

TRICK C.G., ANDERSEN R.J., GILLAM A. & HARRISON P.J., 1983a - Prorocentrin: an extracellular Siderophore produced by the marine Dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Science* 219: 306-308.

TRICK C.G., ANDERSEN R.J., PRICE N.M., GILLAM A. & HARRISON P.J., 1983b - Examination of hydroxamate Siderophore production by neritic eukaryotic marine phytoplankton. *Marine Biology* 75: 9-17.

WALSH G.E. & ALEXANDER S.V., 1980 - A marine algal bioassay method: results with pesticides and industrial wastes. *Wastes, Water, Air and Soil Pollution* 13: 45-55.

WELLS M.L., ZORKIN N.G. & LEWIS A.G., 1983 - The role of colloid chemistry in providing a source of iron to phytoplankton. *J. Mar. Res.* 41: 731-746.

YAMOCHI S., 1984 - Nutrient factors involved in controlling the growth of red tide flagellates *Prorocentrum micans, Eutreptiella* sp. and *Chattonella marina* in Osaka bay. *Bull. Plankt. Soc. Japan* 31 (2): 97-106.

Cryptogamie, Algol., 1989, 10 (4): 301-304

PROTEIN AND AMINO ACID CONTENTS OF GREEN ALGA *BOTRYOCOCCUS BRAUNII* (CHLOROPHYCEAE, CHLOROCOCCALES)*

M.R. AHMAD** and P.S. MISRA**

** National Botanical Research Institute,
Lucknow 226 001, India.

ABSTRACT - Protein and amino acid content of green alga *Botryococcus braunii* has shown that essential amino acids are in balanced proportion except methionine. Total protein content of the alga is less as compared to other protein rich algae.

RÉSUMÉ - La teneur en protéines et acides aminés de l'algue verte *Botryococcus braunii* montre qu'il existe un équilibre entre les acides aminés, à l'exception de la méthionine. La teneur en protéine totale de cette algue est inférieure à celle rencontrée chez d'autres espèces riches en protéines (traduit par la rédaction).

KEY WORDS : Chlorophyta, *Botryococcus braunii*, protein, amino acid.

INTRODUCTION

Botryococcus braunii Kützing, a hydrocarbon producing unicellular colonial green alga has received much attention these days due to the fact that it may provide a renewable source of compounds usuable as fuels or feedstocks (Largeau *et al.*, 1980; Wake & Hillen, 1980 and Chirac *et al.*, 1985). The alga is slow growing in nature as well as in culture conditions (Swale, 1968; Belcher, 1968; Casadevall *et al.*, 1985). A perusal of the literature has shown that protein and amino acid contents of this alga are not known. It is the purpose of this communication to present some data on its protein and amino acid contents.

---

* NBRI Research Publication No. 347 (N.S.)

MATERIALS AND METHODS

Botryococcus braunii was obtained from the University of Texas culture collection (No 572). The alga was grown in a modified Chu No 10 medium with soil extract (5%) and M-6 trace elements. The culture was grown in 500ml. "Borosil" gas washing bottles with 250ml. medium in each flask. The light (16hrs) was provided by three fluorescent tubelight of 40 watt each (51.1579μE m^{-2} s^{-1}). The cultures were aerated by means of an aquarium pump during light phase only under aseptic conditions. After the growth period of 15 days, the aliquot was filtered and dried at 40°C. Other details are similar to those described earlier (Ahmad, 1988).

Table 1 - Protein and Amino acid contents of *Botryococcus braunii*. (g/100g protein).

Aspartic acid	7.6
Threonine	5.2
Serine	5.2
Glutamic acid	11.9
Proline	6.1
Glycine	8.5
Alanine	9.7
Cystine 2	-
Valine	7.0
Methionine	0.9
Isoleucine	4.0
Leucine	8.2
Tyrosine	2.1
Phenylalanine	4.0
Histidine	1.5
Lysine	3.6
Ammonia	6.7
Arginine	7.9
Protein %	11.8

The algal sample was digested with 1 N NaOH at 100°C for an hour and the total protein determined in the filterate by Lowry's method (1951). For the determination of amino acid contents, 25mg. of the algal powder was hydrolysed with 6 N HCl at 104-110° for 24 hours in a sealed tube. After the completion of hydrolysis, HCl was removed under vacuum. The hydrolysate was dissolved in sodium citrate buffer (pH 2.2). Amino acid analysis was done on a LKB 4101 au-

tomatic amino acid analyser using ninhydrine for developing colour of various amino acids passing through the colourimeter assembly.

RESULTS AND DISCUSSION

The amino acid contents of *Botryococcus braunii* is given in Table I. The amino acids have been reported as g 100g protein depending on the protein content determined by the Lowry's method. From the present investigations it is evident that values of some important essential amino acids: lysine (3.6), leucine (8.2), phenylalanine (4.2), valine (7.0) and histidine (1.5) is in balanced proportion, but deficient in methionine. The total protein (11.8%) is very much less as compared to other green algae, *Chlorella* (55.5%). A comparison of the amino acid contents of *Botryococcus braunii* with those of blue-green alga *Spirulina*, FAO standard, *Chlorella* and eggs indicated that lysine and methionine content is less as compared to FAO standard (table II). In other essential amino acids, the figure is almost similar to FAO standard. The sulphur containing amino acids are also deficient in other algae like protein rich *Spirulina platensis*.

Table II - Essential Amino acids (g 100g protein) of *Spirulina*, FAO standard, Egg, *Chlorella* and *Botryococcus braunii*.

Essential Amino acids	*Spirulina* (Fox, 1987)	FAO standard (Fox, 1987)	Egg (Fox, 1987)	*Chlorella* (Lubitz, 1962)	*Botryococcus* (present work)
Isoleucine	6.4	4.0	5.8	3.55	4.0
Leucine	10.4	7.0	9.0	4.05	8.2
Lysine	4.9	5.5	6.7	7.80	3.6
Methionine + Cystine	3.3	3.5	5.1	2.03	0.9
Phenylalanine + Tyrosine	10.4	6.0	9.6	7.71	6.1
Threonine	5.4	4.0	5.3	3.42	5.2
Tryptophane	1.5	1.0	1.8	1.50	-
Valine	7.5	5.0	7.2	5.76	7.0
Protein %	65.0		31.2	55.5	11.8*

* Protein percentage calculated against a known standard eg. egg albumen.

In view of its slow growth in nature as well as in cultural conditions, it may not be possible to utilize the alga for mass culture but due to its hydrocarbon producing nature, it will be a good material for further biological study.

It may be concluded from tables I and II that there are some variations in amino acids in *Botryococcus braunii* protein, but from a nutritional point of view, the amino acids are fairly balanced although deficient in some.

ACKNOWLEDGEMENT

Thanks are due to the Director, National Botanical Research Institute, Lucknow for laboratory facilities and to Dr. Dhan Prakash for his help.

REFERENCES

AHMAD M.R., 1988 - Physiological Studies on *Botryococcus*. Effect of growth promoting substances on the growth of green alga *Botryococcus braunii*. *Cryptogamie, Algol.* 2: 127-131.

BELCHER J.H., 1968 - Notes on the physiology of *Botryococcus braunii* Kütz. *Arch. Mikrobiol.* 61: 335-346.

CASADEVALL E., DIF D., LARGEAU C., GUDIN C., CHAUMONT D. & DESANTI O., 1985 - Studies on batch and continuous cultures of *Botryococcus braunii*. Hydrocarbon production in relation to physiological state, cell ultra-structure and phosphate nutrition. *Biotechnol. Bioengin.* 27: 286-295.

CHIRAC C., CASADEVALL E., LARGEAU C. & METZER P., 1985 - Bacterial influence upon growth and hydrocarbon production of the green alga *Botryococcus braunii*. *J. Phycol.* 21: 380-387.

FOX R.D., 1987 - Health opportunities for India: will you take it? (Unpublished personal communication).

LARGEAU C., CASADEVALL E., DIF D. & BERKALOFF C., 1980 - Renewable hydrocarbon production from the alga *Botryococcus braunii*. *In* PALZ, W., CHARTIER P. & HALL D.O. (Eds.), *Energy from biomass*. Applied Science Publishers, London, pp. 653-658.

LOWRY O.M., ROSEBROUGH N.J., FARR A.L. & RANDALL R.J., 1951 - Protein measurement with Folin-Phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193: 265-275.

LUBITZ J.A., 1962 - Animal nutrition studies with *Chlorella 71105*. *In Biologistics for Space Systems Symposium*, Tech. Doc. Rept. No. AMRL-TDR, pp. 62-116, 331-356.

SWALE E.M.F., 1968 - The phytoplankton of Oakmere, Cheshire. *Brit. Phycol. Bull.* 3: 441-449.

WAKE L.V. & HILLEN L.W., 1980 - Study of a bloom of the oil rich alga *Botryococcus braunii* in the Darwin river reservoir. *Biotechnol. Bioengin.* 22: 1637-1656.

Cryptogamie, Algol., 1989, 10 (4): 305-311

VALVE MORPHOLOGY OF THE MARINE DIATOM *NEOFRAGILARIA NICOBARICA* (BACILLARIOPHYCEAE: FRAGILARIACEAE)

T.V. DESIKACHARY, A.K.S.K. PRASAD and P. PREMA

Centre for Advanced Study in Botany,
University of Madras, Madras-600 025, India

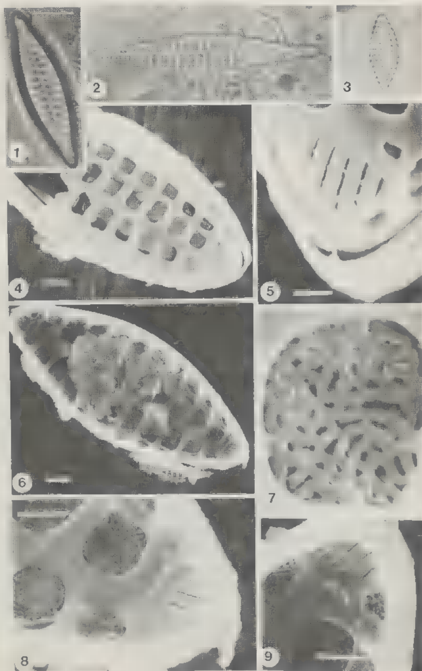
ABSTRACT - Valve morphology of *Neofragilaria nicobarica* Desik. et al. collected from the Andaman and Nicobar Island is studied with scanning electron microscope. The distinctive features of this diatom include the presence of apical slit fields, consisting of narrow slits separated by longitudinal bars of silica, rather than rows of porelli, transverse striae with orderly rows of areolae that are not aligned across the sternum but alternate with each other, and the absence of rimoportulae. Its affinities are discussed.

RÉSUMÉ - La morphologie du frustule de *Neofragilaria nicobarica* Desik. et al. provenant des îles Andaman et Nicobar est étudiée au microscope électronique à balayage. Les caractères distinctifs de cette Diatomée comprennent: la présence d'une zone de fentes apicales formées d'étroites fentes séparées par des crêtes plutôt que par des rangées de pores; des stries transversales avec généralement des rangées d'aréoles non alignées de part et d'autre de l'area longitudinale mais alternes; l'absence de rimoportulae. Ses affinités sont discutées. (traduit par la rédaction).

KEY WORDS : Bacillariophyceae, Fragillariaceae, *Neofragilaria nicobarica*, morphology, Indian Ocean.

INTRODUCTION

In the course of our continuing efforts to classify the marine diatoms from the Andaman and Nicobar Islands, northern Indian Ocean (Desikachary *et al.* 1984, 1987; Desikachary & Ranjitha Devi, 1986), a number of small diatoms were encountered that were difficult to classify because we could not discern certain details of their morphology with light microscopy (LM). This problem raises the question of whether the use of electron microscopy is essential for determining taxonomic position. We believe that investigation of a species at the ultrastructural level in order to clarify its similarity to, or dissimilarity from accepted generic groupings will prove to be sound taxonomic practice.


1
2
3
4
5
6
7
8
9

A formal description and a latin diagnosis of *Neofragilaria nicobarica* collected from the Andaman and Nicobar Islands, Indian Ocean, were given in the recently published *Atlas of Diatoms*, dealing with Indian Ocean forms (Desikachary, 1987). Scanning electron microscopy (SEM) revealed additional information that helped us to determine its taxonomic position more accurately. The present paper deals with a detailed description of *Neofragilaria nicobarica* and its affinities.

MATERIALS AND METHODS

Material of *Neofragilaria nicobarica* was collected from sand samples obtained during a collecting trip to the Andaman and Nicobar Islands, Indian Ocean. Specimens for light microscopy were cleaned with concentrated sulphuric acid and washed repeatedly with distilled water. Cleaned samples were mounted in DPX mountant. Species for SEM were prepared as described by Prasad (1987). Terminology used in this paper follows that recommended by Ross *et al.* (1979), Cox & Ross (1981), and Williams & Round (1986).

RESULTS AND DISCUSSION

Neofragilaria Desikachary, Prasad et Prema

Valves linear elliptical or elliptical-lanceolate. Striae parallel, separated by ribs (virgae). Areolae cribrate internally, extending from valve face to mantle, in evenly spaced, uniseriate rows separated by conspicuous bars (vimines)). Apical slit fields at edges of valve face consist of elongate pores, separated by siliceous bars. Rimoportulae and marginal spines lacking. Girdle of several open bands (incomplete).

Type species *Neofragilaria nicobarica* Desikachary *et al.*

This genus is characterized by the compound apical slit fields and by the absence of rimoportulae. Williams and Round (1987) used this generic epithet in a different sense, but there is a later homonym. The journal was issued in Feb. 1988 (Williams, pers. communication) while Desikachary *et al.* have published their new genus earlier (15th Dec. 1987).

Figs. 1-9: *Neofragilaria nicobarica* Desikachary *et al.* - Fig. 1-3: LM, scale = 10µm. 1: Nicobar Is. slide 1010. 2: Nicobar Is. slide 975 (1). 3: Andaman Is. slide 970. - Figs. 4-9: SEM of *Neofragilaria nicobarica*. 4: Exterior of the valve. Scale = 1µm. 5: Apical pore field with bars and slits. Scale = 0.5µm. 6: Interior of the valve. Note absence of rimoportula. Scale = 2µm. 7: Interior of the valve. A single areola with cribrum composed of pores and struts attached to areolar wall. Scale = 0.25µm 8 and 9: Interior of the valve ends showing apical slit fields. Note the absence of rimoportula. Scale = 1µm.

Neofragilaria nicobarica **Desikachary, Prasad et Prema, 1987, p. 8, pl. 306, fig. 9.**

Type locality: Nicobar Islands, Indian Ocean.
Other locality: Andaman Islands, Indian Ocean.
Type slide : 975-1 deposited in the Philadelphia Academy of Natural Science; Syntype slides 975 (2-5), 967, 971, 740, 880, 1010, 970, 974, 966 are available in the senior author's collection at the University of Madras, Madras, India.

The detailed valve structure is extremely difficult to observe with LM, with the only visible feature the parallel rows of striae, which are often not aligned across the narrow sternum (Fig. 1-3). SEM, however, reveals complex valve structure (Fig. 4-9).

Valves linear-elliptical or elliptical lanceolate, tapering toward each pole; apices narrower and somewhat produced. Axial area (sternum *sensu* Williams, 1985) hyaline and narrow. Transverse rows of areolae not aligned across the axial area, in straight but alternating transverse rows. Apical axis 15-35μm long and transapical axis 8-10μm long; striae 6-7 10μm. Sternum distinctive but narrow, interconnecting with parallel ribs or virgae (Cox & Ross, 1981). Virgae widely spaced; complex closing plates between virgae. Areolae more or less evenly spaced forming uniseriate rows.

Areolae, rectangular or square, apparently loculate, with external foramina and internal vela. Velum as a cribrum plate on inner surface, suspended by up to 7 struts attached to areolar wall. Areolation continues down mantle with third areola continuing down valve mantle. Slit fields (*sensu* Takano, 1983) at both apices on valve face only and consisting of 5-7 longitudinal slits separated by bars. Central slits longer than marginal ones. Rimoportulae absent. Marginal spines non-functional or linking type absent. Complete girdle not observed; on basis of SEM, girdle bands splitings and edges of pars interior slightly frilled.

The marine diatom genus *Neofragilaria*, as herein defined, flourishes in the shallow-shelf marine environment around the Andaman and Nicobar Islands. Its paleoecologic record is presently unknown. This genus includes araphid diatoms of the subfamily Fragilarioideae that have several distinctive features: (1) the transverse striae with orderly rows of areolae are not aligned across the sternum but lie alternate to each other; (2) apical slit fields consist of narrow slits separated by longitudinal bars of silica rather than rows of porelli; (3) no rimoportulae are evident. These structures can only be resolved by SEM, although the presence or absence of rimoportulae can on occasions be vaguely ascertained under LM. These are the major features that differentiate *Neofragilaria* from other taxa in the Fragilarioideae. There appears to be some resemblance to certain species of *Raphoneis*, such as *R. fossile* (Grunow) Andrews (Andrews, 1978), whose areolae are not aligned across the narrow sternum. However, SEM observations have revealed the true structure of the valve, and the distinguishing features of this genus. *Neofragilaria* has apical slit fields. The apical pore fields of *Raphoneis* have rows of porelli. In addition, the latter has a single rimoportula at each pole, just below the pore field. The velum or sieve plate in *Neofragilaria* is simple with several struts. The vola type commonly seen in *Raphoneis* is absent from *Neofragilaria*.

Though distinct, *Raphoneis fossile* (Grunow) Andrews has some features similar to those seen in *Neofragilaria*, but needs further study before a final taxonomic conclusion is possible (see also Andrews, 1978).

The apical slit fields in *Neofragilaria* are somewhat analogous to those of *Neosynedra provincialis* (Grun.) W. et R. and *N. tortosa* (Grun.) W. et R. but differ from them in that the valves of *Neosynedra* are elongate with an expanded portion at the centre and slightly capitate to rounded poles. There is a single rimoportula and the areolae are occluded by cribra on the outer surface. In *Neofragilaria* the apical slit fields are on the valve face whereas in *Neosynedra* "apical pore fields" sensu Williams & Round (1986) occur on the valve mantle and part of the adjacent valve face. Although usually composed of a series of rows of horizontal bars and apertures, they are very occasionally interrupted by smaller cross members. The species cannot, therefore, be accomodated under *Neosynedra* despite the characters it shares with that genus. Characters such as the presence of simple apical pore fields, marginal linking spines allowing cells to form ribbon-shaped colonies, and the presence of one rimoportula in many species (see Poulin *et al.*, 1986; Lange-Bertalot, 1980) differentiate *Fragilaria* and *Neofragilaria*. The latter could easily be mistaken for a species of *Fragilaria* under light microscopy alone.

A somewhat analogous type of apical slit field occurs in *Protoraphis* Hustedt et Krasske (Gibson, 1979) and in *Cyclophora* (Navarro, 1982, Figs. 15, 17), but these genera differ in having rimoportulae and in the general valve architecture. SEM observations on *Neofragilaria* indicate quite clearly that it is not very closely related to any of the genera in the Fragilarioideae and shares only one or two characters with those genera.

Rivera *et al.* (1986, Figs. 7, 13) reported a series of elongated perforations at the ends of the valves in *Pseudohimantidium*. It appears that *Neofragilaria* is less similar to *Pseudohimantidium*, *Protoraphis*, and *Neosynedra* than these genera are one to one another.

Certain araphid pennate diatoms such as *Asterionella* and *Falcula media* possess apical pore fields that are similar to those of *Neofragilaria*. In *Asterionella glacialis* Castr. (Hasle, 1973, Figs. 22a, 23a, b, 25; Korner, 1970; Lewin & Norris 1970), the narrow stalk-like part as well as the broad basal part of the valve is furnished with narrow slits and lamellae. A symmetry of the valve and the presence of rimoportulae are important points of dissimilarity from *Neofragilaria*. Similarly transmission electron microscopy of *Falcula media* Voigt, a marine araphid pennate diatom, reveals that the apical pore field or "Endorgan" consists of apically orientated slits and lamellae (Geissler & Gerloff, 1963). Arcuate valves with transverse striae of contrasting structure and the presence of rimoportulae are sufficient to distinguish it from *Neofragilaria*.

Recently, Takano (1983) described a new genus, *Sceptronema*, from Japanese waters. This genus resembles *Neofragilaria* in having apical slit fields and no rimoportulae, but differs in having heteropolar valves with cribrate areolae.

Finally, the absence of any evidence of marginal spines on the valves suggest that *Neofragilaria nicobarica* does not form any ribbon-shaped colonies, as found in the genus *Fragilaria*. Further studies on live material should precede final judgement on colony formation.

ACKNOWLEDGEMENT

We wish to thank Dr. Greta A. Fryxell, Texas A and M University for critically reading the manuscript, Dr. Anne B. Thistle for her expert editing of the manuscript and Tom Fellers of the Florida State University Scanning and Transmission Electron Microscopy Lab for technical assistance. This work was supported in part by the Department of Science and Technology, New Delhi, India.

REFERENCES

ANDREWS G.W., 1978 - Marine diatom sequence in Miocene strata of the Chesapeake Bay region, Maryland. *Micropaleontology* 24: 371-406.

COX E.J. & ROSS R., 1981 - The striae of pennate diatoms. *In* R. ROSS (Ed.), *Proc. 6th Diatom Symposium, 1979*, O. Koeltz, Koenigstein, pp. 267-278.

DESIKACHARY T.V., 1987 - *Atlas of Diatoms*. Fascicle III. Madras Science Foundation, Madras, India. 13p.

DESIKACHARY T.V., LATHA Y. & RANJITHA DEVI K.A., 1984 - *Rossiella* and *Bogorovia*, two fossil diatom genera. *Paleobotanist* 32: 337-340.

DESIKACHARY T.V. & RANJITHA DEVI K.A., 1986 - Marine fossil diatoms from India and Indian Ocean region. *In* T.V. DESIKACHARY (Ed.), *Altas of Diatoms*. Fascicle I. Madras Science Foundation, Madras, India. 8p., 77pls.

DESIKACHARY T.V., GOWTHAMAN S., HEMA A., PRASAD A.K.S.K. & PREMA P., 1987 - The genus *Perissonoe* (Fragilariaceae, Bacillariophyceae) from Indian Ocean. *Curr. Sci.* 56: 879-882.

GEISSLER U. & GERLOFF J., 1963 - Elektronenmikroskopische Beitrage zur Phylogenie der Diatomeenraphe. *Nova Hedwigia* 6: 339-352.

GIBSON R.A., 1979 - *Protoraphis atlantica* sp. nov., a new marine epizoic diatom. *Bacillaria* 2: 109-126.

HASLE G.R., 1973 - The "mucilage pore" of the pennate diatoms. *Nova Hedwigia Beih.* 45: 167-194.

KORNER H., 1970 - Morphologie und Taxonomie der Diatomeengattung *Asterionella*. *Nova Hedwigia* 20: 557-725.

LEWIN J.C. & NORRIS R.E., 1970 - Surf-zone diatoms of the coast of Washington and New Zealand (*Chaetoceros armatum* T. West and *Asterionella* spp.). *Phycologia* 9: 143-149.

NAVARRO J.N., 1982 - A survey of the marine diatoms of Puerto Rico. IV. Suborder araphidineae: Families Diatomaceae and Protoraphidaceae. *Bot. Mar.* 25: 247-263.

PRASAD A.K.S.K., 1987 - Marine diatoms of St. George Sound, the northeastern Gulf of Mexico. II. *Neodelphineis pelagica* Takano. *Northeast Gulf Sci.* 9: 125-129.

RIVERA P.S., GONZALVEZ H.E. & BARRALES H.L., 1986 - Cingulum and valve morphology of *Pseudohimantidium* Hustedt and Krasske (Bacillariophyceae). *Phycologia* 25: 19-27.

ROSS R., COX E.J., KARAYEVA N.I., MANN D.G., PADDOCK T.B.B., SIMONSEN R. & SIMS P.A., 1979 - An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. *Nova Hedwigia Beih.*. 64: 513-533.

TAKANO H., 1983 - New and rare diatoms from Japanese marine waters. XI. Three new species epizooic on copepods. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 111: 23-25.

WILLIAMS D.M., 1985 - Morphology, Taxonomy and Inter-relationships of the Ribbed Araphid diatoms from the genera *Diatom* and *Meridion* (Diatomaceae: Bacillariophyta). *Bibliotheca Diatomologica* 8: 1-228.

WILLIAMS D.M. & ROUND F.E., 1986 - Revision of the genus *Synedra* Ehrenb. *Diatom Research* 1: 313-339.

WILLIAMS D.M. & ROUND F.E., 1987 - Revision of the genus *Fragilaria*. *Diatom Research* 2: 267-288.

Cryptogamie, Algol., 1989, 10 (4): 313-323

INTRODUCTION DE *POLYSIPHONIA NIGRESCENS* ET D' *ANTITHAMNION NIPPONICUM* (RHODOPHYTA, CERAMIALES) SUR LE LITTORAL MÉDITERRANÉEN FRANÇAIS

M. VERLAQUE* et R. RIOUALL**

* Laboratoire d'Écologie du benthos, Faculté des Sciences de Luminy, 70 Route Léon Lachamp, 13288 Marseille cedex 9, France.

** Laboratoire de Cryptogamie, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier, France.

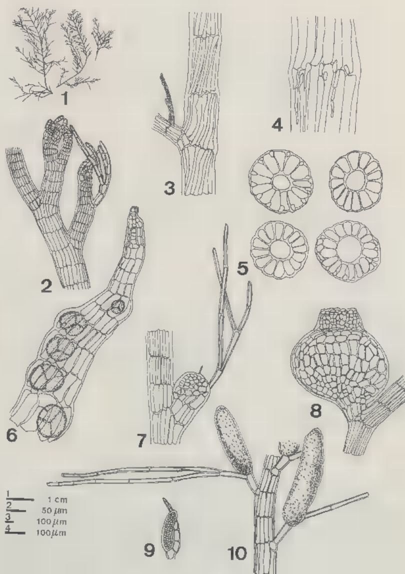
RÉSUMÉ - *Polysiphonia nigrescens* (Hudson) Greville et *Antithamnion nipponicum* Yamada et Inagaki sont signalés pour la première fois sur le littoral méditerranéen français. Les spécimens sont décrits et leur présence sur les côtes languedociennes est discutée.

ABSTRACT - *Polysiphonia nigrescens* (Hudson) Greville and *Antithamnion nipponicum* Yamada et Inagaki are recorded for the first time on the French mediterranean shore. The specimens are described and their occurrence along the coast of Languedoc is discussed.

MOTS CLÉS : *Polysiphonia nigrescens*, *Antithamnion nipponicum*, introduction accidentelle, France, Méditerranée.

INTRODUCTION

En mai 1988, dans le cadre de la session de printemps de la Société Phycologique de France, les excursions réalisées dans les étangs du Prévost et de Thau (Hérault, France) nous ont permis de récolter deux algues nouvelles pour la Flore des côtes françaises de Méditerranée: *Polysiphonia nigrescens* (Hudson) Greville et *Antithamnion nipponicum* Yamada et Inagaki. Compte-tenu du récent succès de l'acclimatation accidentelle d'autres algues exotiques dans la région (Perez *et al.*, 1981; Verlaque, 1981; Riouall, 1985; Riouall *et al.*, 1985; Riouall (en préparation); Ben Maiz *et al.*, 1987b, 1988, 1989), il nous paraît intéressant de signaler et de décrire ces deux taxons.



Figures 1-10. *Polysiphonia nigrescens* (Hudson) Greville. 1. Aspect général. 2. Région apicale d'un axe dressé. 3. Portion médiane d'un axe dressé. 4. Segments avec début de cortication. 5. Coupes transversales du thalle. 6. Disposition des tétrasporocystes. 7. Jeune cystocarpe. 8. Cystocarpe âgé. 9. Jeune spermatocystophore. 10. Spermatocystophores âgés. Échelle 1: Fig. 1; 2: Figs. 2-6-7-9-10; 3: Fig. 3; 4: Fig. 4-5-8.

RÉSULTATS

1. *POLYSIPHONIA NIGRESCENS* (Hudson) Greville

DISTRIBUTION. - **Localité type:** îles Britanniques (Cornubia et Exmouth in Devonia). **Atlantique.** Europe, du Sud de l'Espagne et du Portugal au Nord de la Norvège, îles britanniques et mer Baltique incluses; Atlantique Nord, Feröes, Islande et Ouest Groenland; Amérique du Nord, de Newfoundland à la Virginie (South & Tittley, 1986). Bornet (1892) la signale à Tanger d'après des spécimens de P.K.A. Schousboe qui ne présentaient cependant aucune indication sur leur lieu de récolte. Gil-Rodriguez & Afonso-Carrillo (1980) considèrent sa signalisation aux Canaries comme douteuse. **Méditerranée occidentale.** Sicile, île d'Ustica (Giaccone *et al.*, 1985), Tunisie, Tunis (Ben Maiz *et al.*, 1987a). **Méditerranée orientale.** Tunisie, île de Djerba (Ben Maiz *et al.*, 1987a), Grèce (Gerloff & Geisler, 1971). **Mer Noire** (Zinova, 1967).

SPÉCIMENS ÉTUDIÉS; - F.1280 et H.2291 - 2295, grau de l'étang du Prévost (Hérault), 13 mai 1988. H.1067, Manche, Roscoff, chenal de l'île Verte, 21 mars 1966; H.1071, rade de Brest, 6 avril 1966.

DESCRIPTION. - Hormis une taille plus réduite (8cm de haut au lieu de 25cm), le *Polysiphonia* récolté dans le département de l'Hérault ne diffère pas du *P. nigrescens* des côtes nord-européennes et ses caractéristiques s'accordent tout à fait avec celles des populations de Scandinavie (Kapraun & Rueness, 1983) et de Bretagne. Le thalle noirâtre, fixé par un disque basal, se compose d'axes dressés à rameaux et à ramules alternes souvent disposés dans un plan (Fig. 1-2). Les trichoblastes sont rapidement caducs. Les segments ont un rapport longueur diamètre de 0,7-2,3 (Fig. 2-3). Les rameaux adventifs sont fréquents (Fig. 3). L'insertion des rameaux ne se situe pas à l'aisselle d'un trichoblaste. La partie inférieure des axes dressés présente un début de cortication (Fig. 4). Le nombre de cellules péricentrales varie de 13 à 16 (Fig. 5) et le diamètre maximal des axes atteint 490-500μm. Les tétrasporocystes (70-80μm de diamètre) se disposent en spirale à raison d'un par segment (Fig. 6). Les cystocarpes, pourvus d'un trichoblaste au stade jeune (Fig. 7), deviennent subsphériques et légèrement urcéolés à maturité (diamètre x hauteur: 400-516μm x 389-537μm, Fig. 8). Les spermatocystophores, lancéolés (60 x 190-255μm) et sans cellule stérile à l'apex, s'insèrent, seul ou par paire, sur la première cellule d'un trichoblaste (Fig. 9-10).

ÉCOLOGIE. - La flore de l'étang du Prévost est suivie depuis plusieurs années par l'un d'entre nous (Riouall, 1976; Guelorget *et al.*, 1977); l'introduction du *P. nigrescens* y paraît donc assez récente. L'espèce forme une population dense sur les blocs rocheux superficiels (0-0.5m de profondeur) et bien éclairés. Elle n'a pas encore été observée en mer ouverte. Dans le peuplement étudié, on observe aussi: *Giffordia granulosa* (Sm.) Hamel, *G. sandriana* (Zanard.) Hamel, *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngbye, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link., *Enteromorpha compressa* (L.) Greville, *E. linza* (L.) J. Agardh, *E. prolifera* (O.F. Müll.) J. Agardh, *Ulva rigida* C. Agardh, *Cladophora vagabunda* (L.) Hoek, *Ceramium rubrum* (Huds.) C. Agardh var. *rubrum*, *Gracilaria verrucosa* (Huds.)

Papenfuss, *Polysiphonia mottei* Lauret et *P. denudata* (Dillw.) Greville ex Harvey in Hooker.

2. *ANTITHAMNION NIPPONICUM* Yamada et Inagaki

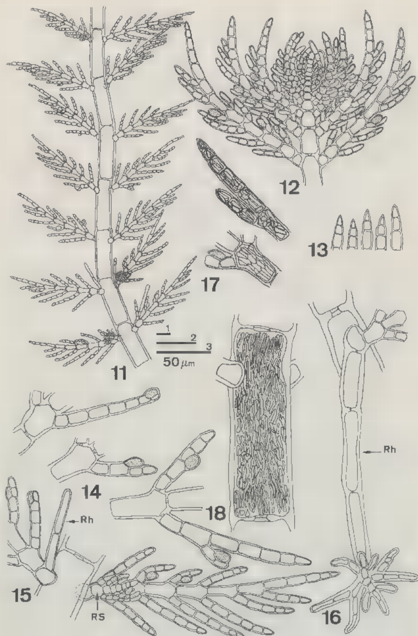
DISTRIBUTION. - **Localité type:** Japon, ile d'Honshu, baie de Mutsu (Yamada & Inagaki, 1935). **Pacifique.** Mer du Japon, U.R.S.S., Sud-Est de l'île Sakhaline (île Kaiba-Tō) (Tokida, 1954), Japon, île d'Hokkaido, Nord et Est de l'île d'Honshu (Noda, 1987), Est et Sud Corée (Kang, 1966); mer de Chine, Ouest Corée, ile Cheju (Lee & West, 1980).

SPÉCIMENS ÉTUDIÉS - F.1278 et H.2290, installations conchylicoles, entre Sète et Bouzigues, étang de Thau (Hérault), le 14 mai 1988.

DESCRIPTION - Le thalle rouge vif se compose d'axes rampants puis dressés à pleuridies (= rameaux à croissance définie) distiques non décussées même au niveau de l'apex (angle de divergence entre deux paires contiguës: 10° environ) (Tab. I; Fig. 11-12). Les cellules coxales sont carrées à subsphériques. Le rapport longueur/diamètre des cellules du rachis pleuridien varie de 2 à 3.6. Chaque pleuridie porte des paires de ramules opposés sur les premières cellules (certains ramules des 2 premières paires sont munis de pinnules abaxiales), puis des ramules abaxiaux ensuite (Fig. 11). Les cellules terminales, plus ou moins aigues,

	Antithamnion nipponicum		*Antithamnion hubsii*	
Références	YAMADA et INAGAKI, 1935, Type	F.1278-H.2290 Thau(Hérault)	DAWSON, 1962, Type	ABBOTT et HOLLENBERG, 1976
Axe, diamètre, µm	75 - 90	52 - 77.5	50 - 60	78*
cellule, L/Ø	1.3 - 4	1.5 - 3.5	4 - 5	3.4*
Cellule coxale, diamètre, µm	18 - 30*	20 - 25	30	39 - 46*
Pleuridies, rachis, longueur µm	335 - 443*	333 - 616	1000	453 - 546*
nombre de cellules	9 - 13	11 - 12	12 - 13	9 - 14*
paires de ramules	3 - 8	3 - 4	3 - 4*	4 - 5*
ramules abaxiaux	2 - 3*	2 - 3	2 - 3*	2 - 4*
Cellules terminales diamètre, µm	7 - 10*	7 - 8	non précisé	15.5*
longueur, µm	12.5 - 14*	12.5 - 17	non précisée	27 - 31*
Cellules sécrétrices:	communes	communes	rares	assez communes*
diamètre, µm	12.5*	7.5 - 11	non précisé	9 - 11.5*
longueur, µm	18.5*	12.5 - 18.5	non précisée	23 - 31*
Rhizoïdes diamètre, µm	18 - 25*	14 - 31	30 - 40	35 - 40*
Distribution et biotope	Japon superficiel	Thau superficiel	Californie, Santa Catalina et Guadalupe, profondeur:25 - 70 m	

Tableau I - Caractères quantitatifs d' *Antithamnion nipponicum* et d' *Antithamnion hubsii* (L/Ø: rapport longueur sur diamètre; *: d'après les illustrations des auteurs).



Figures 11-18. *Antithamnion nipponicum* Yamada et Inagaki. 11. Portion du thalle. 12. Apex. 13. Détail de l'extrémité de différents rameaux. 14. Disposition des cellules secrétrices (en pointillé) sur les ramules et les pinnules des pleuridies. 15. Détail de l'insertion d'un rhizoïde (Rh), et d'un jeune rameau secondaire (RS) sur les cellules coxales de deux pleuridies. 16. Rhizoïde. 17. Aspect des plastes dans les cellules d'une pleuridie. 18. Aspect des plastes dans une cellule axiale. Échelle 1: Fig. 11; 2: Fig. 12-13-15-16; 3: Fig. 14-17-18.

	A. adenocladellum Norris	*A. callocládos* Itono	*A. cristirhizophorum* Tokida et Inaba	*A. hubsii* Dawson
Pleuridies	distiques	distiques	distiques	distiques
Longueur, µm	non précisée	380 - 550	non précisée	453 - 1000
Rachis, cellule rapport L/Ø	}1	}1	}1	}1
Ramification	abaxiale, rarement ramules opposés à la base*	bipennée symétrique*	pennée puis abaxiale pinnules abaxiales sur ramules basaux	pennée puis abaxiale pinnules abaxiales sur ramules basaux
Cell. sécrétrices	communes	très rares	communes	rares à assez communes
en contact avec	3 cellules*	3 cellules*	3(4) cellules*	2 cellules
Axes secondaires	à la place d'une pleuridie*	sur cellule coxale	sur cellule coxale	sur cellule coxale
Rhizoïdes	non précisés	1-3, simples [illegible] ramifiés	multiples et ramifiés*	1-2 simples [illegible] ramifiés
Localités	Afrique du Sud	Japon	Japon	Californie

Tableau II - *Antithamnion* à pleuridies pennées et à cellules sécrétrices; les caractères morphologiques distinctifs entre "*A. hubsii* - *A. nipponicum*" et les autres espèces sont signalés par un astérisque (*). Rapport L Ø = Longueur Diamètre. Cell.: cellules)

ont un rapport longueur diamètre de 1.8 - 2.1 (Fig. 13). Les cellules sécrétrices, fréquentes et en position adaxiale, sont en contact avec 2 cellules d'un ramule ou d'une pinnule (Fig. 14). Les rameaux secondaires (= rameaux à croissance indéfinie) naissent sur une cellule coxale sans inhiber le développement des pleuridies du verticille (Fig. 15). L'intervalle entre deux rameaux secondaires est irrégulier. Les rhizoïdes multicellulaires à portion terminale digitée se développent, seuls ou par paires, sur certaines cellules coxales (Fig. 16). Les plastes rubanés, courts dans les cellules pleuridiennes (Fig. 17), s'allongent dans les cellules axiales (Fig. 18). Les organes reproducteurs n'ont pas été observés.

REMARQUES - L'espèce récoltée dans l'étang de Thau ne correspond à aucun des *Antithamnion* répertoriés à ce jour sur les côtes atlantiques et méditerranéennes. En raison de l'acclimatation récente d'algues asiatiques dans l'étang, nous avons tout de suite envisagé la même origine pour cette Ceramiaceae. Le genre *Antithamnion* Nägeli compte de nombreux taxons indopacifiques (Tokida & Inaba, 1950; Dawson, 1962; Wollaston, 1968, 1971 et 1984; Itono, 1969, 1971 et 1977; Abbott, 1979; Kajimura, 1987; Norris, 1987). Parmi ceux ayant des affinités avec notre algue, plusieurs sont éliminés sur des critères morphologiques (Tab. II), ce sont: *A. adenocladellum* Norris, *A. callocladus* Itono, *A. cristirhizophorum* Tokida et Inaba, *A. okiense* Kajimura, *A. pinnafolium* Wollaston et *A. pterocladellum* Norris. Enfin, *A. pulchellum*

	A. nipponicum Yamada & Inagaki	*A. okiense* Kajimura	*A. pinnafolium* Wollaston	*A. pterocladellum* Norris
Pleuridies	distiques	distiques	distiques	décussées* puis distiques
Longueur, µm	335 - 443	360	760 - 1000*	350
Rachis, cellule rapport L/Ø	>1	>1	1 environ*	1 environ*
Ramification	pennée puis abaxiale pinnules abaxiales sur ramules basaux	bipennée asymétrique*	pennée, pinnules abaxiales ou alternes sur ramules basaux*	pennée simple*
Cell. sécrétrices	communes	communes	communes	communes
en contact avec	2 cellules	3 cellules*	3-4 cellules*	2(3*) cellules
Axes secondaires	sur cellule coxale	sur cellule coxale	sur cellule coxale	sur cellule coxale
Rhizoïdes	1-2 simples ou ramifiés	1-3 simples ou ramifiés	multiples et ramifiés*	non précisés
Localités	Japon	Japon	Australie	Afrique du Sud

Gardner (Californie), taxon douteux selon Wollaston (1971) et Abbott & Hollenberg (1976), n'est pas pris en compte dans notre étude.

En définitive, seulement deux *Antithamnion* possèdent la même organisation morphologique que l'algue étudiée: *A. hubsii* Dawson, espèce californienne connue seulement à l'état stérile, et *A. nipponicum* Yamada et Inagaki, espèce japonaise. Itono (1969) attribue à *A. hubsii* une forme du Sud du Japon qu'il range plus tard dans les "uncertain records" (Itono, 1977). C'est également avec réserves que Norris (1987) signale à son tour *A. hubsii* en Afrique du Sud. En fait, les différences entre *A. hubsii* et *A. nipponicum* s'avèrent assez minces (Tab. I). Nous ajouterons que Lee & West (1980) ont obtenu, en culture, un *A. nipponicum* dépourvu de cellules sécrétrices. Compte-tenu, d'une part, de la très large distribution géographique de certain *Antithamnion* et, d'autre part, de leur variabilité morphologique en fonction de paramètres écologiques et notamment de la profondeur, on peut suggérer qu' *A. hubsii* représente simplement une forme profonde d' *A. nipponicum.* Toutefois, dans l'attente d'une étude comparative détaillée des deux taxons, il paraît préférable de les maintenir distincts sur la base des populations japonaises et américaines. Parmi les caractères discriminants, nous retiendrons la longueur des pleuridies et les dimensions cellulaires (cellules: coxales, terminales et sécrétrices) (Tab. I). Sur cette base et compte-tenu de son écologie et de son origine asiatique quasi-certaine, nous attribuons notre algue à l' *A. nipponicum.* La confrontation de nos spécimens avec des échantillons de la localité-type n'a pu être effectuée.

ÉCOLOGIE. - Dans les installations conchylicoles de l'étang de Thau, *A. nipponicum* se développe, à faible profondeur (0-1m), épiphyte sur diverses algues et sur des coquilles de moules. La flore de la zone explorée est très riche, avec comme espèces dominantes: *Chorda filum* (L.) Stackhouse, *Colpomenia peregrina* Sauvageau, *Desmarestia viridis* (O.F. Müll.) Lamouroux, *Giffordia granulosa* (Sm.) Hamel, *G. mitchellae* (Harv.) Hamel, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link, *Undaria pinnatifida* (Harv.) Suringar, *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Agardh, *Enteromorpha* groupe *compressa*, *E. linza* (L.) J. Agardh, *Alsidium corallinum* C. Agardh, *Ceramium diaphanum* (Lightf.) Roth, *C. rubrum* (Huds.) C. Agardh, *Dasya* sp., *Gracilaria dura* (C. Ag.) J. Agardh, *G. verrucosa* (Huds.) Papenfuss, *Gracilaria* sp., *Lomentaria hakodatensis* Yendo, *Nitophyllum punctatum* (Stackh.) Greville, *Polysiphonia brodiaei* (Dillw.) Greville, *P. mottei* Lauret.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Observée sur le littoral languedocien, l'acclimatation accidentelle d'algues allochtones est un phénomène de plus en plus fréquent sur les côtes atlantiques et méditerranéennes de l'Europe (Farnham, 1980; Cabioch & Magne, 1987; Belsher et Pommellec, 1988; Rio & Cabioch, 1988; Verlaque, 1989). L'apparition de *P. nigrescens* et d' *A. nipponicum* dans les étangs côtiers de l'Hérault en donne deux nouveaux exemples liés selon nous à deux activités humaines: la pêche et l'ostréiculture. A l'étang du Prévost, les pêcheurs utilisent des appâts conditionnés dans des algues fraîches en provenance de l'Atlantique comme en témoignent les nombreux restes de *Fucus* retrouvés à terre. La population de *P. nigrescens* que nous avons observée, doit résulter de la multiplication, par spores ou boutures, de thalles atlantiques tombés dans le grau. L'apparition récente du *Fucus spiralis* L. à Gruissan (Aude) (Sancholle, 1988) a probablement une origine analogue. Présent dans d'autres secteurs de Méditerranée, *P. nigrescens* a toutes les chances de se maintenir sur les côtes languedociennes, région déjà riche en algues à affinités boréales et tempérées froides (Ben Maiz, 1986a). A Thau, *A. nipponicum* vient grossir la liste déjà longue des algues asiatiques involontairement introduites lors de l'immersion massive de naissains d'huîtres *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). Les dernières importations en provenance du Japon datant de 1982-1983 (Ben Maiz, 1986b), *A. nipponicum* se développe dans l'étang depuis au moins cinq années. Les conditions écologiques clémentes de la Méditerranée augmente la probabilité d'invasions d'espèces exotiques. Les conséquences sur l'environnement peuvent être considérables (Farnham, 1980; Gerbal *et al.*, 1985; Ben Maiz, 1986b; Russel, 1987). Les contraintes du transit peuvent, en effet, sélectionner des souches très résistantes qui, en l'absence de leurs compétiteurs et de leurs prédateurs habituels, ont souvent tendance à pulluler, mettant en péril les algues autochtones. Les opérations à risques (importation de naissains, déballastage près des côtes, etc...) doivent donc faire l'objet d'une attention accrue et toute nouvelle introduction doit être signalée au plus tôt de manière à suivre les éventuelles modifications des peuplements indigènes.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement le Professeur Denizot et les Dr. Max et Liliane Pellegrini qui ont été les organisateurs de l'excursion de la Société Phycologique de France dans la région de Sète.

BIBLIOGRAPHIE

ABBOTT I.A., 1979 - Some tropical species related to *Antithamnion* (Rhodophyta, Ceramiaceae). *Phycologia* 18: 213-227.

ABBOTT I.A. & HOLLENBERG G.J., 1976 - *Marine algae of California.* Stanford Calif., Stanford Univ. Press, 827p.

BELSHER T. & POMMELLEC S., 1988 - Expansion de l'algue d'origine japonaise *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt, sur les côtes françaises, de 1983 à 1987. *Cah. Biol. Mar.* 29: 221-231.

BEN MAIZ N., 1986a - Sur la présence de *Pylaiella littoralis* (Linnaeus) Kjellman (Phaeophyceae, Ectocarpales) dans l'étang de Thau (Hérault, France). *Rapp. P.V. Réun. Commiss. Int. Explor. Sci. Mer Médit.* 30 (2): 6.

BEN MAIZ N., 1986b - *Flore algale (Rhodophyta, Phaeophyceae, Chlorophyceae, Bryopsidophyceae) de l'étang de Thau (Hérault).* Thèse 3e Cycle, Aix-Marseille II, 354p.

BEN MAIZ N., BOUDOURESQUE C.F., LAURET M. & RIOUALL R., 1988 - Inventaire bibliographique des macrophytes (Algues, phanérogames) signalés dans l'étang de Thau (Hérault, France). *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* 52: 71-84.

BEN MAIZ N., BOUDOURESQUE C.F. & LAURET M., 1989 - Flore algale de l'étang de Thau (France, Méditerranée): sur la présence d'une Rhodymèniale d'origine japonaise, *Lomentaria hakodatensis* Yendo (Rhodophyta); sa comparaison avec trois espèces méditerranéennes. *Bot. Mar.* (sous presse).

BEN MAIZ N., BOUDOURESQUE C.F. & OUAHCHI F., 1987a - Inventaire des algues et phanérogames marines benthiques de la Tunisie. *Giorn. Bot. Ital.* 121: 259-304.

BEN MAIZ N., BOUDOURESQUE C.F., RIOUALL R. & LAURET M., 1987b - Flore algale de l'étang de Thau (France, Méditerranée): sur la présence d'une Rhodyméniale d'origine japonaise, *Chrysymenia wrightii* (Rhodophyta). *Bot. Mar.* 30: 357-364.

BORNET E., 1892 - Les algues de P.K.A. Schousboe. *Mém. Soc. Sci. Nat. Cherbourg* 28: 165-376, 3 pl.

CABIOCH J. & MAGNE F., 1987 - Première observation du *Lomentaria hakodatensis* (Lomentariaceae, Rhodophyta) sur les côtes françaises de la Manche (Bretagne occidentale). *Cryptogamie, Algol.* 8 (1): 41-48.

DAWSON E.Y., 1962 - Marine Red Algae of Pacific Mexico. Part 7. Ceramiales: Ceramiaceae, Delesseriaceae. *Allan Hancock Pac. Expeditions* 26 (1): 1-205.

FARNHAM W.F., 1980 - 14. Studies on aliens in the marine Flora of Southern England. *In* PRICE J.H., IRVINE D.E.G. & FARNHAM W.F. (Eds.), *Systematics Assoc., Spec. Vol. 17 (b). The shore Environment vol. 2: Ecosystems.* London, New York, Academic Press, pp. 875-914.

GERBAL M., BEN MAIZ N. & BOUDOURESQUE C.F., 1985 - Les peuplements à *Sargassum muticum* de l'étang de Thau: données préliminaires sur la flore algale. *Congr. Natl. Soc. Savantes, France* 110 (2): 241-254.

GERLOFF J. & GEISSLER U., 1971 - Eine revidierte Liste der Meeresalgen Griechenlands. *Nova Hedwigia* 22: 721-793.

GIACCONE G., COLONNA P., GRAZIANO C., MANNINO A.M., TORNATORE E., CORMACI M., FURNARI G. & SCAMMACA B., 1985 - Revisione della Flora marina di Sicilia e isole minori. *Boll. Accad. Gioenia, Sci. Nat. Catania* 18 (326): 537-781.

GIL-RODRIGUEZ M.C. & AFONSO-CARRILLO J., 1980 - Catalogo de las algas marinas bentonicas (Cyanophyta, Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta) para el Archipelago Canario. *Act. Aula de Cult. Tenerife*, 35p.

GUELORGET O., MICHEL P. & RIOUALL R., 1977 - Colonisation de surfaces vierges artificielles dans une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). *Naturalia monspel., Sér. Bot.* 27: 117-149.

ITONO H., 1969 - The genus *Antithamnion* (Ceramiaceae) in Southern Japan and adjacent waters. I. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 18: 29-45.

ITONO H., 1971 - The genus *Antithamnion* (Ceramiaceae) in Southern Japan and adjacent waters. II. *Mem. Fac. Fish. Kagoshima Univ.* 20: 209-216.

ITONO H., 1977 - Studies on the Ceramiaceous Algae (Rhodophyta) from Southern Parts of Japan. *Bibliotheca Phycologica* 35, Vaduz, J. Cramer: 1-499.

KAJIMURA M., 1987 - *Cladophoropsis corallinicola* sp. nov. and *Antithamnion okiense* sp. nov.: two deep-water algae from the Sea of Japan. *Bot. Mar.* 30: 117-186.

KANG J.W., 1966 - On the geographical distribution of marine algae in Korea. *Bull. Pusan Fish. Coll.* 7 (1-2): 1-136.

KAPRAUN D.F. & RUENESS J., 1983 - The genus *Polysiphonia* (Ceramiales, Rhodomelaceae) in Scandinavia. *Giorn. Bot. Ital.* 117 (1-2): 1-30.

LEE I.K. & WEST J.A., 1980 - *Antithamnion nipponicum* Yamada et Inagaki (Rhodophyta, Ceramiales) in culture. *Jap. J. Phycol., Sôrui* 38 (1): 19-27.

NODA M., 1987 - *Marine algae of the Japan Sea.* Tokyo, Kazama Shobo, 557p.

NORRIS R.E., 1987 - Species of *Antithamnion* (Rhodophyceae, Ceramiaceae) occurring on the southeast african coast (Natal). *J. Phycol.* 23: 18-36.

PEREZ R., LEE J.Y. & JUGE C., 1981 - Observations sur la biologie de l'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar introduite accidentellement dans l'étang de Thau. *Science et Pêche* 315: 1-12.

RIO A. & CABIOCH J., 1988 - Apparition du *Caulacanthus ustulatus* (Rhodophyta, Gigartinales) dans la Manche occidentale. *Cryptogamie, Algol.* 9 (3): 231-234.

RIOUALL R., 1976 - Étude quantitative des algues macrophytes de substrat meuble de l'etang du Prévost (Hérault). *Naturalia Monspel. Sér. Bot.* 26: 73-93.

RIOUALL R., 1985 - Sur la présence dans l'étang de Thau (Hérault, France) de *Sphaerotrichia divaricata* (C. Ag.) Kylin et *Chorda filum* (L.) Stackhouse. *Bot. Mar.* 27: 83-86.

RIOUALL R. - Les algues non indigènes de Thau. *Naturalia Monspel., Sér. Bot.* (en préparation).

RIOUALL R., GUIRY M.D. & CODOMIER L., 1985 - Introduction d'une espèce foliacée de *Grateloupia* dans la flore marine de l'étang de Thau (Hérault, France). *Cryptogamie, Algol.* 6: 91-98.

RUSSELL D.J., 1987 - Introduction and establishment of alien marine algae. *Bull. Mar. Sci.* 41 (2): 641-642.

SANCHOLLE M., 1988 - Présence de *Fucus spiralis* (Phaeophyceae) en Méditerranée occidentale. *Cryptogamie, Algol.* 9 (2): 157-162.

SOUTH G.R. & TITTLEY I., 1986 - *A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic ocean.* Huntsman Mar. Lab. & Brit. Mus. (Nat. Hist.), St Andrews & London, 76p.

TOKIDA J., 1954 - Marine algae of Southern Saghalien. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 2 (1): 1-264, I-XV pl.

TOKIDA J. & INABA T., 1950 - Contributions to the knowledge of the Pacific species of *Antithamnion* and related algae. *Pacific Sic.* 4: 118-134.

VERLAQUE M., 1981 - Contribution à la Flore des algues de Méditerranée: espèces nouvelles pour la Méditerranée occidentale. *Bot. Mar.* 24: 559-568.

VERLAQUE M., 1989 - Contribution à la Flore des algues marines de Méditerranée: espèces rares ou nouvelles pour les côtes françaises. *Bot. Mar.* 32: 101-113.

WOLLASTON E.M., 1968 - Morphology and taxonomy of southern australian genera of Crouaniae Schmitz (Ceramiaceae, Rhodophyta). *Austral. J. Bot.* 16: 217-417.

WOLLASTON E.M., 1971 - *Antithamnion* and related genera occurring on the Pacific coast of North America. *Syesis* 4: 73-92.

WOLLASTON E.M., 1984 - Species of Ceramiaceae (Rhodophyta) recorded from the International Indian Ocean Expedition, 1962. *Phycologia* 23 (3): 281-299.

YAMADA Y. & INAGAKI K., 1935 - *Acrothamnion pulchellum* Yamada (non J. Agardh) from Japan. *Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido* 1 (1): 37-40.

ZINOVA A.D., 1967 - *Inventaire de la Flore marine des mers du Sud de l'U.R.S.S.* Moscou, Leningrad, Akad. Nauk. S.S.S.R., 397p. (en russe).

Antithamnion tenuissimum (Ceramiaceae, Rhodophyta) dans la région de Cabo Frio (État de Rio de Janeiro, Brésil). Première citation pour l'Atlantique Sud*

Yocie YONESHIGUE et Roberto Campos VILLAÇA

Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira
Rua Kioto 253, Arraial do Cabo-RJ, 28910 Brésil

RÉSUMÉ - Une Ceramiacée de petite taille et de répartition très restreinte à la mer Méditerranée et au Nord de la France a été retrouvée au Brésil dans la région de Cabo Frio (État de Rio de Janeiro) située en zone tropicale et siège d'un upwelling côtier. Les caractères morphologiques de nos spécimens nous ont permis de les rattacher à *Antithamnion tenuissimum* (Hauck) Schiffner emend. Athanasiadis. Une description détaillée accompagnée par de nombreux dessins est donnée. C'est la première apparition de cette espèce dans l'Atlantique Sud.

ABSTRACT - A very uncommon small Ceramiaceae, originally described from the Mediterranean Sea, has been recorded at Cabo Frio region, State of Rio de Janeiro, situated under the tropical latitude where a coastal upwelling occurs. The morphological features of this alga recognize it as *Antithamnion tenuissimum* (Hauck) Schiffner emend. Athanasiadis. A detailed description followed by several illustrations has been given in this study. This is the first occurrence of this species in the South Atlantic Ocean.

MOTS CLÉS : Rhodophyta, Ceramiaceae, *Antithamnion tenuissimum*, upwelling, Cabo Frio, Brésil.

INTRODUCTION

Le genre *Antithamnion* Naegeli a une ample répartition géographique; il est mentionné dans la plupart des mers tempérées, tropicales et subtropicales. Au Brésil seulement trois espèces d' *Antithamnion* étaient connues jusqu'à présent: *Antithamnion antillanum* Boergesen, récolté par dragages profonds au long des côtes des États de Ceará, Alagoas et Espírito Santo (Ugadim *et al.*, 1986); *A. lherminieri* (Crouan) Bornet ex Nasr, récolté en surface dans les États de São

---

* Travail présenté à la 3e réunion Brésilienne de Phycologie.

Paulo (Joly *et al.*, 1965, Joly, 1965) et Rio de Janeiro (Yoneshigue, 1985); *A. cristatum* (Kützing) Schiffner, très mal connu, signalé par Kützing de l'État de Pernambuco au Nord du Brésil (in Taylor, 1960).

Une étude minutieuse de relevés phytosociologiques réalisée en profondeur dans la région de Cabo Frio, vient de révéler l'existence d'une quatrième espèce d' *Antithamnion* au Brésil: *A. tenuissimum* (Hauck) Schiffner emend. Athanasiadis (combinaison confirmée par Athanasiadis (1985) à partir d'un néotype de la Mer Adriatique).

Cette découverte, qui ajoute une espèce à l'inventaire déjà riche de la flore de la région de Cabo Frio établie par Yoneshigue (1985), vient également élargir l'aire de répartition géographique de cette petite Céramiacée qui était jusqu'alors restreinte à la mer Méditerranée (Algérie: Feldmann-Mazoyer, 1941; Iles Baleares: Ribera-Siguan, 1984; France: Feldmann, 1942; Italie: Funk, 1927,

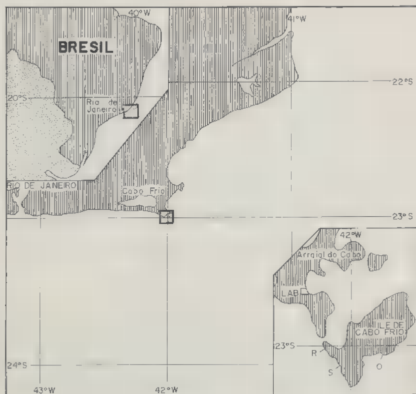


Figure 1: situation géographique des stations étudiées: R = Racha, S = Saco da Saia, O = Oratorio.

1955; Cormaci & Furnari, 1979; Grèce: Athanasiadis, 1985) et (?) à la Manche (Roscoff: L'Hardy-Halos, 1968).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les trois stations étudiées sont localisées sur le versant Sud-Ouest de l'île de Cabo Frio (Arraial do Cabo, État de Rio de Janeiro. 23° 01' S et 42° 00' W), largement ouvert aux tempêtes de Sud-Ouest, mais bien abrité des vents Nord-Est par les hautes falaises de l'île qui lui font une ombre permanente (Fig. 1). Les sites de récolte sont constitués, dans ces stations, par des rochers à pente verticale et affectés directement par le phénomène saisonnier d'upwelling côtier.

Les spécimens ont été récoltés en novembre 1985, janvier, février et avril 1986 par l'un d'entre nous (RCV), en plongée autonome entre -3 et -10 mètres de profondeur, lors de prélèvements réalisés pour une étude phytosociologique.

Le matériel récolté est trié dans l'eau de mer et fixé immédiatement dans une solution à 4% de formol tamponnée au borax. Après le tri, certains spécimens sont conservés en milieu liquide et d'autres sont montés entre lame et lamelle dans l'eau de mer formolée et glycérinée; la lamelle est lutée au vernis.

Chaque spécimen est numéroté suivant son ordre d'entrée dans la collection particulière de RCV; la lettre L qui suit le numéro signifie que les échantillons sont conservés sur lame.

Matériel étudié: Station Racha (à -10mètres, 14 janvier 1986, RCV: 142 L, 143 L, 144 L, 145 L, 146 L; à -9 mètres, 10 avril 1986, échantillons conservés en formol sans numérotation). Station Saco da Saia (à -8 mètres, 27 novembre 1985 et à -9 mètres, 17 janvier 1986, spécimens formolés sans numérotation). Station Oratório (à -10 mètres, 27 janvier 1986, RCV: 188 L, 252 L, 253 L, 254 L, 255 L, 257 L).

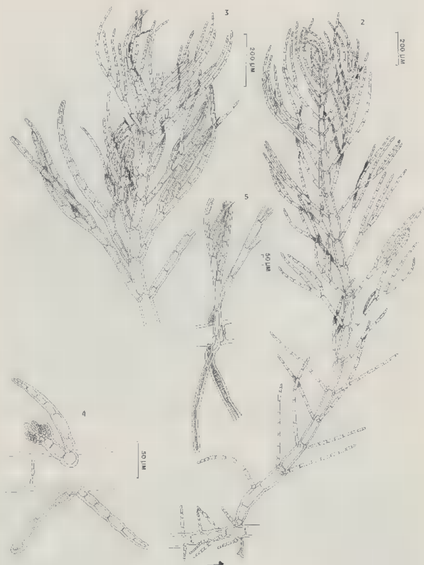
Échantillons de comparaison: Isotype LM 070869 de *A. cruciatum* var. *scandinavicum*, provenant de Scandinavie, et *A. tenuissimum* originaire de la Mer Adriatique, envoyés par A. Athanasiadis.

OBSERVATIONS

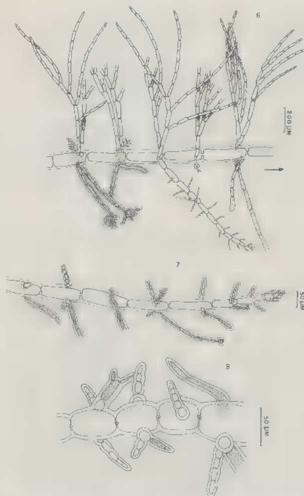
Thalle formant des touffes lâches et grêles, de couleur rose, atteignant jusqu'à 3mm de hauteur, filamenteux non cortiqué, composé de cladomes rampants bien développés et de cladomes dressés. Les uns et les autres sont constitués chacun d'un axe et de pleuridies sans cellules sécrétrices.

Cladome rampant:

Chaque cellule axiale porte une paire de pleuridies dont les cellules péricentrales donnent naissance à des rhizoïdes et des cladomes secondaires dressés, qui sont des néoformations axillaires (Fig. 2, 5 et 6). Les cellules péricentrales mesurent 33 (25-39)μm de longueur et 27 (25-30)μm de diamètre.



Figures 2-5 - 2: aspect général du cladome dressé. La flèche indique la direction de l'apex du cladome rampant. Echelle: 200μm. - 3: cladome dressé avec une ramification. Echelle: 200μm. - 4: disposition des pleuridies dans le cladome dressé. Echelle: 50 μm. - 5: organisation d'une cellule axiale d'un cladome rampant: cellules periaxiales avec le bourgeon d'un cladome secondaire. Échelle: 50μm.



Figures 6-8 - 6: partie du cladome rampant: pleuridies rhizoïdes, bourgeons des cladomes secondaires et un cladome secondaire plus développé. Échelle: 200μm. - 7: partie apicale d'un cladome rampant. Noter les pleuridies non ramifiées. Échelle: 50μm. - Fig. 8: partie du cladome rampant avec les cellules en tonnelet. Échelle: 50μm.

Les cellules axiales du cladome rampant peuvent être de deux formes: cylindriques, 224 (145-333)μm de hauteur et 78 (54-108)μm de largeur, ou en tonnelets, 120 (101-138)μm de hauteur et 70 (60-80)μm de largeur (Figs. 2 et 8). Elles sont attachées au substrat par des rhizoïdes pluricellulaires, colorés,

terminés de façon simple ou par des expansions digitées, mesurant 140 (106-170)μm de longueur et 27 (16-37)μm de largeur (Fig. 2 et 4 à 8). La partie apicale du cladome primaire rampant peut se redresser et devenir un cladome dressé.

Les paires de pleuridies successives présentent entre elles une divergence de 90°. Ces pleuridies, ramifiées unilatéralement sur leur face adaxiale, se redressent perpendiculairement au substrat (et à l'axe rampant) tandis que les rhizoïdes sont dirigés vers celui-ci (Fig. 6). L'ensemble confère une assymétrie dorsiventrale à la plante. Cependant les pleuridies portées par les cellules en tonnelets ou situées près de l'extrémité distale du cladome ne sont pas ramifiées (Figs. 2, 5, 7 et 8). Les segments des pleuridies ramifiées sont plus hauts que larges (82 (41-161)μm de hauteur et 22 (18-23)μm de largeur) tandis que les segments des pleuridies non ramifiées sont plus ou moins isodiamétriques (36 (25-51)μm de hauteur et 27 (23-32)μm de largeur).

Cladome dressé:

Les pleuridies ont la même disposition et les mêmes dimensions que celles du cladome rampant. Leurs cellules péricentrales sont isodiamétriques, mesurant 18 (16-21)μm de diamètre.

Les cladomes dressés secondaires sont formés sans aucune séquence régulière; ils occupent la place d'une pleuridie et suppriment la formation de la pleuridie opposée. Les cellules apicales sont volumineuses, mais souvent cachées par les verticilles des pleuridies les plus jeunes (Fig. 2, 5 et 7).

Organes de reproduction:

Les tétrasporocystes et les spermatocystes sont portés par des thalles séparés.

Les tétrasporocystes sont ovoïdes, pédicellés, à division cruciée, mesurant 83 (76-87)μm de longueur et 66 (60-74)μm de largeur. Ils sont disposés sur les côtés adaxiaux des pleuridies du cladome dressé et remplacent une de ses ramifications (Fig. 9 et 11).

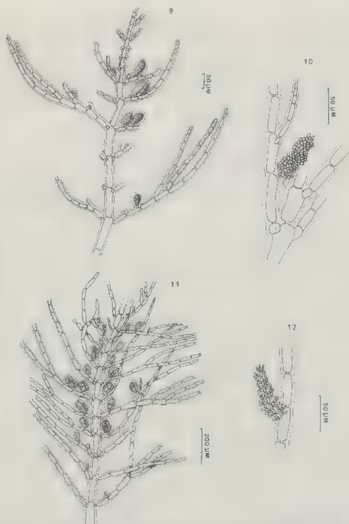
Les spermatangiophores sont cylindriques (Fig. 10); ils remplacent aussi les ramifications des pleuridies et se disposent un par pleuridie; ils mesurent 75(57-90)μm de longueur et 30 (25-32)μm de largeur. Ils sont constitués d'un axe pluricellulaire composé par 8-10 cellules dont chacune porte un verticille de cellules-mères de spermatocystes (Fig. 12).

Nous n'avons pas observé d'organes femelles chez nos exemplaires.

Biologie

Cette espèce a été rencontrée dans les biotopes ombragés entre -3 et -10 mètres de profondeur dans les trois stations étudiées, affectées par les eaux d'upwelling.

Station Racha: en été, la plante a été observée rarement sur *Plocamium brasiliense* (Greville) Howe et Taylor à -3 mètres et sur *Acrosorium uncinatum* (Turner) Kylin à -9 mètres. En automne, les échantillons ont été plus abondants



Figures 9-12 - 9: cladome dressé avec tétrasporocystes jeunes. Échelle: 50μm. - 10: fragment d'une pleuridie portant un spermatangiophore. Échelle: 50μm. - 11: cladome dressé avec tétrasporocystes mûr. Échelle: 50μm. - 12: détail d'un spermatangiophore sur une pleuridie, vu en coupe optique. Échelle: 50μm.

sur des thalles de *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux et de *Leptofauchea brasiliensis* Joly, ou encore attachés directement au substrat, mélangés aux colonies de diatomées benthiques.

Station Saco da Saia: les spécimens recueillis étaient épars. Ils ont été observés au printemps, sur les colonies d'hydrozoaires à -8 mètres et, en été, sur *Plocamium brasiliense* à -9 mètres.

Station Oratório: les spécimens récoltés étaient plus abondants. En été, ils ont été observés sur *Rhodymenia delicatula*? et *Pterosiphonia parasitica* (Hudson) Falkenberg var. *australis* Joly et Cordeiro-Marino, sur des coquilles de cirripèdes ou directement sur le substrat, mélangés aux colonies de diatomées benthiques. Les échantillons fertiles ont été observés seulement dans cette station, en été.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les échantillons récoltés à Arraial do Cabo, correspondent bien à la définition du genre *Antithamnion* (Feldmann-Mazoyer, 1941; L'Hardy-Halos, 1968; Wollaston, 1971; Abbott, 1979; Ugadim *et al.*, 1986; Norris, 1987).

Par leurs caractères morphologiques (pleuridies disposées par paires opposées-décussées; cladome dressé porté par la cellule péricentrale d'une pleuridie; cladomes secondaires entrainant l'absence de la pleuridie du côté opposé; absence de cellules secrétrices) nos spécimens correspondent bien à la description succincte du néotype (D 260784) d' *Antithamnion tenuissimum* sélectionné par Athanasiadis (1985), à partir de plantes stériles récoltées à Sithonia (Grèce).

La plupart des auteurs qui ont décrit *A. tenuissimum* (Feldmann-Mazoyer, 1941: côte de Méditerranée Occidentale; Feldmann, 1942: côte des Albères, France; L'Hardy-Halos, 1968?: Baie de Morlaix, Manche; Athanasiadis, 1985: Grèce) ne mentionnent pas, pour cette espèce, l'existence d'un système cladomien rampant. Toutes les observations faites jusqu'ici sur *A. tenuissimum* sont limitées au système dressé, le système rampant étant jusqu'à présent inconnu chez cette espèce.

Il nous semble que les auteurs cités ci-dessus, surtout Athanasiadis (1985), n'ont pas assez insisté sur ce point. En effet, les cladomes secondaires du système rampant sont axillaires, c'est-à-dire engendrés sur des coxales pleuridiennes, tandis que dans le système dressé, la plupart de ces cladomes secondaires sont épiaxiaux, c'est-à-dire qu'ils naissent directement sur l'axe à la place d'une pleuridie (avec suppression de la pleuridie opposée). Cela paraît traduire une différence de nature des deux systèmes. Athanasiadis (1986) a cultivé *A. tenuissimum*, mais il ne décrit que la partie dressée du thalle: "Adventicious axes borne from basal cells of whorl-branches were formed at the base of the thallus".

Dans la Méditerranée, Funk (1955), Boudouresque (1967) et Furnari *et al.*, (1977) ont décrit une espèce d' *Antithamnion* proche de nos exemplaires: il s'agit de *A. heterocladum* Funk qui par les caractères morphologiques du cladome dressé (une paire de pleuridies opposées-decussées dans le segment axial, absence de cellules secrétrices) pourrait être confondue avec *A. tenuissimum*. Cependant, les pleuridies opposées d' *A. heterocladum* sont dimorphes: l'une est ramifiée unilatéralement et située du côté adaxial opposée à l'autre qui est simple, soit dans le cladome rampant, soit dans le cladome dressé (Funk, 1955, fig. 10, pl. xxi). Le cladome dressé secondaire chez cette espèce remplace l'une des

pleuridies (celle qui est plus développée) où peuvent naître comme néoformation axillaire des cellules péricentrales (Athanasiadis, 1983), ce qui la distingue aussi d' *A. tenuissimum*.

Sundene (1964) a étudié *A. tenuissimum* en culture et observé un développement important des cladomes rampants. Cependant, par une des figures du matériel vivant (figure 1, planche 1), il nous semble, comme l'a déjà remarqué Athanasiadis (1986), que les échantillons cultivés par cet auteur, pourraient appartenir à *A. heterocladum*, caractérisé par la présence des pleuridies dimorphes sur le cladome rampant.

Nos échantillons sont très proches de *A. cruciatum* var. *scandinavicum* Athanasiadis par leur aspect général: cladome rampant avec des cellules axiales portant une paire de pleuridies dont les cellules péricentrales donnent naissance à des rhizoïdes et des cladomes secondaires dressés, qui sont des néoformations axillaires (Athanasiadis, 1986, 1988). Cependant, dans la description de cette variété, Athanasiadis a observé des rameaux courts qui parfois portent des cellules sécrétrices, caractères qui sont absents sur nos échantillons. En outre, les pleuridies de *A. cruciatum* var. *scandinavicum* sont disposées soit du côté adaxial soit du côté abaxial d'une même cellule axiale, disposition qui distingue cette variété de nos exemplaires chez lesquels les pleuridies sont toujours sur le côté adaxial. En plus, quelques ramifications de deuxième ordre ont été observées sur l'échantillon type de *A. cruciatum* var. *scandinavicum* (Isotype LM 070869).

Nos échantillons sont également proches, par leur aspect général, et surtout par l'absence de cellules sécrétrices de *A. nematocladelum* Norris, décrit par Norris (1987) de Natal (Afrique du Sud); mais cette espèce se distingue de nos exemplaires par la présence d'une paire de pleuridies simples et réduites qui a pour origine la cellule péricentrale du cladome dressé secondaire. De plus le développement d'un cladome épi-axial, n'entraîne pas la suppression de la pleuridie opposée.

A. antillanum, espèce rencontrée en profondeur dans une région voisine (côte de l'Etat de Espirito Santo, Ugadim *et al.* 1986), diffère de nos plantes surtout par la présence de cellules glandulaires et la ramification alterne des pleuridies. Ces mêmes caractères distinguent aussi *A. lherminieri*, une autre espèce voisine (côte de Cabo Frio, Yoneshigue, 1985), de nos exemplaires.

Chez *A. tenuissimum*, décrit en Méditerranée, les tétrasporocystes et les spermatangiophores apparaissent fréquemment sur le même individu (Feldmann-Mazoyer, 1941; Feldmann, 1942; L'Hardy-Halos, 1968, ce dernier auteur y rajoutant le rameau carpogonial); chez nos échantillons, ils ont été observés uniquement sur des individus séparés.

L'apparition d' *Antithamnion tenuissimum* sous une latitude tropicale, au Brésil, semble élargir son aire de distribution géographique, avant restreinte à la mer Méditerranée et est certainement à mettre en relation avec les eaux froides qui affectent la région de Cabo Frio. Il semble exister effectivement un certain parallélisme entre Cabo Frio et son upwelling d'une part, et la Méditerranée d'autre part. Comme l'a montré Feldmann (1937), celle-ci est froide en hiver, presque à l'égal de l'Atlantique Nord, et tropicale en été. Il en résulte le développement d'une flore très particulière.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Edison J. de Paula (Universidade de São Paulo), Francis Magne et Françoise Ardré pour des communications de matériel ou de bibliographie, et le Dr. Jean L. Valentin pour les corrections du texte. Nous sommes aussi très reconnaissants au Dr. A. Athanasiadis pour nous avoir envoyé l'isotype IM 070869 de *A. cruciatum* var. *scandinavicum* et un exemplaire de *A. tenuissimum*, ainsi que pour ses précieuses suggestions.

Ce travail a été financé en partie par le Conseil National de Recherches du Brésil (CNPq), contrats 302326/76-0c et 142564 85-0c respectivement pour les auteurs, et par la Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro (FAPERJ), contrat E-29/170-486/88 pour le premier auteur.

BIBLIOGRAPHIE

ABBOTT I.A., 1979 - Some tropical species related to *Antithamnion* (Rhodophyta, Ceramiaceae). *Phycologia* 18: 213-227.

ATHANASIADIS A., 1983 - The life history of *Antithamnion heterocladum* (Rhodophyta, Ceramiales) in culture. *Bot. Mar.* 24: 153-157.

ATHANASIADIS A., 1985 - North Aegean Marine Algae. I. New Records and observations from the Sithonia Peninsula, Greece. *Bot. Mar.* 28: 453-468.

ATHANASIADIS A., 1986 - A comparative study of *Antithamnion tenuissimum* and three varieties of *A. cruciatum*, including var. *scandinavicum* var. nov. (Rhodophyceae). *Nord. J. Bot.* 6: 703-709.

ATHANASIADIS A., 1988 - The status and typification of *A. cruciatum* var. *pumilum* and its relationship to *A. cruciatum* var. *scandinavicum* (Rhodophyta). *Brit. Phycol. J.* 23: 395-398.

BOUDOURESQUE C.F., 1967 - *Gelidiella ramellosa* (Kützing) Feldmann et Hamel, et *Antithamnion heterocladum* Funk, Rhodophycées rares et nouvelles pour la flore française. *Ann. Soc. Sci. Nat. Archéol. Toulon, Var.* 18: 152-161.

CORMACI M. & FURNARI G., 1979 - Flora algale marina della Siccilia orientale: Rhodophyceae, Phaeophyceae e Chlorophyceae. *Inform. Bot. Ital.* 11: 221-250.

FELDMANN-MAZOYER G., 1941 - *Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée Occidentale.* Alger, 510p.

FELDMANN J., 1937 - *Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée: la Côte des Albères.* Rouen, 339p.

FELDMANN J., 1942 - Les algues marine de la côte des Albères. IV. Rhodophycées. *Trav. Algol.* 1: 29-113.

FUNK G., 1927 - Die Algenvegetation des Golfs von Neapel nach neueren okologischen Untersuchungen. *Publ. Staz. Zool. Napoli* 7: 1-501, 20 pl.

FUNK G., 1955 - Beitrage zur Kenntnis der Meeresalgen von Neapel. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 25: 1-178, 30 pl.

FURNARI G., SCAMMACA B., CORMACI M. & BATTIANO A., 1977 - Zonazione della vegetazione sommersa dell'isola Lachea (Catania). *Atti IX Congr. S.I.B.M., Ischia*: 245-258.

JOLY A.B., 1965 - Flora Marinha do litoral norte do Estado de São Paulo e regiões circunvizinhas. Bolm. Fac. Fil. Ciênc. Letras, Univ. São Paulo, Brazil 294, 21 (Bot.): 1-393.

JOLY A.B., CORDEIRO-MARINO M., YAMAGUISHI N. & UGADIM Y., 1965 - Additions to the Marine Flora of Brasil IV. *Rickia*, 2: 129-145.

L'HARDY-HALOS M. Th., 1968 - Les Ceramiaceae (Rhodophyceae, Florideae) des côtes de Bretagne: 1. Le genre *Antithamnion* Naegeli. *Rev. Algol.* n. s. 9: 152-183.

NORRIS R.E., 1987 - Species of *Antithamnion* (Rhodophyceae, Ceramiaceae) occurring on the Southeast African Coast (Natal). *J. Phycol.*, 23: 18-36.

RIBERA-SIGUAN M.A., 1983 - *Estudio de la Flora Marina de las Islas Baleares*. Tese Doc. Fac. Biol. Univ. Barcelona, 636p.

SUNDENE O., 1964 - *Antithamnion tenuissimum* (Hauck) Schiffner in culture. *Nytt. Mag. Bot.* 11: 5-10.

TAYLOR W.R., 1960 - *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. Ann Arbor, The University of Michigan Press, 870p.

UGADIM Y., GUIMARAES S.M.P.B. & KANAGAWA A.I., 1986 - Estudos em *Acrothamnion*, *Antithamnion* e *Antithamnionella* (Rhodophyta, Ceramiales) do Brasil. *Rickia* 13: 35-47.

WOLLASTON E.M., 1971 - *Antithamnion* and related genera occurring on the pacific coast of North America. *Siesis* 4: 73-92.

YONESHIGUE Y., 1985 - *Taxonomie et Écologie des algues marines de la région de Cabo Frio (Rio de Janeiro, Brésil)*. Thèse de Docteur d'État-Sciences. Université d'Aix-Marseille II. Faculté des Sciences de Luminy, 454p.

Cryptogamie, Algol. 1989, 10 (4): 337-342

OUVRAGES REÇUS POUR ANALYSE

JONES R.I. & ILMAVIRTA V., 1988 - **Flagellates in freshwater Ecosystems.** *Developm. Hydrobiol.* 45. 1 Vol. 279 pages.

Ce volume réunit les 22 communications présentées en 1986 lors d'un colloque tenu à la station Biologique de Lammi, en Finlande. Il est divisé en 5 parties: (1) taxonomie (Chrysophycées et Dinophycées), (2) distribution spaciale des flagellés, (3) répartition saisonnière, (4) relations trophiques des flagellés, (5) les flagellés et le milieu.

Signalons pour les taxonomistes l'article de HALLFÖRS G. et S. sur les 73 taxons de Chrysophycées à écailles siliceuses de Finlande, et de HICKEL B. sur *Ceratium furcoïdes* et *C. rhoboïdes* nov. sp.

Dans la 2ème partie est étudiée la répartition des flagellés dans les lacs de Tasmanie et de Finlande et la mobilité des flagellés.

Dans la 3ème partie, HEANEY S.I., LUND J.W.G, CANTER H.M. et GRAY K. suivent la dynamique des populations de *Ceratium* dans les lacs anglais de 1945 à 1985. SIMILA A. étudie le développement printanier de *Chlamydomonas* dans un lac humique de Finlande. ROTT E. suit la distribution saisonnière des Chrysophycées, Dinophycées et Cryptophycées dans 8 lacs du Tyrol autrichien. KRISTIANSEN J. fait un travail analogue sur 33 taxons de Chrysophycées à écailles siliceuses du Danemark.

Dans le 4ème chapitre, DOKULIL M. s'intéresse au broutage des Cryptophycées par les Rotifères et les Crustacées, et SALONEN K. et JOKINEN S. à celui des Bactéries par *Ochromonas* et *Chromulina*. KUOSA H. et MARCUSSEN B. se penchent sur le même problème pour le plancton de la mer Baltique.

Enfin, dans le dernier chapitre CRONBERG G., LINDMARK G. et BJORK S. précisent l'écologie de *Gonyostomum semen* qui se développe en masse dans les lacs de forêt en Suède. CHRISTIE C.E., SMOL J.P., HUTTUNEN P. et MERILAINEN J. étudient les écailles siliceuses des Chrysophycées des sédiments des lacs de Finlande. CROMME R.L. et TYLER P.A. observent une grande richesse en Chrysophycées et en Dinophycées dans les lacs polyhumiques de Tasmanie. ILMAVIRTA V. prospecte 149 lacs humiques de Finlande à eau brune et trouve une population algale dominée par les Chrysophycées et les Cryptophycées.

Comme on peut le voir par cette brève analyse, ce volume sur les flagellés est d'un grand intérêt, aussi bien pour le systématicien que pour l'écologiste ou le limnologue.

P. Bourrelly

RUMEAU A. & COSTE M., 1988 - **Initiation à la Systématique des Diatomées d'eau douce, pour l'utilisation pratique d'un indice diatomique générique.** *Bull. Franç. Pêches Piscic.* 309: 1-69.

Ce petit opuscule a un texte très réduit mais par contre l'illustration est très abondante et fort bien choisie. Il permet d'arriver facilement, même pour un débutant à une détermination générique des Diatomées rencontrées grâce à des clefs de détermination pour les familles et les genres. Un lexique illustré, une bibliographie et un index terminent le volume. Les auteurs indiquent aussi les méthodes de récoltes, et les techniques de montage des Diatomées.

En résumé une excellente initiation d'une utilisation aisée grâce à ses 900 figures.

P. Bourrelly

HINDAK F., 1988 - **Studies on the Chlorococcal Algae (Chlorophyceae IV).** *Slovak. Akad. Sci.* 263 p.

Cette intéressante étude sur la taxonomie des Chlorococcales donne la description de 10 nouveaux genres: *Ferricystis* (Chlorococcacée), *Lanceola*, détaché des *Ankyra* (Characiacée), *Sphaerochloris*, *Neocystis* et *Catenocystis* (Radiococcacées), *Ettliella* (Oocystacées), *Siderocelopsis*, *Cylindrocelis*, *Podohedriella* et *Kircheria* (*Kirchneriella* sans pyrénoïde) parmi les Chorellacées; 19 nouvelles espèces et 65 comb. nov. sont proposées, 92 planches illustrent le texte. Comme on le voit, nous avons là une contribution fort importante qui complète le gros ouvrage classique de KOMAREK et FOTT, 1983 (in Das Phytoplankton des Susswassers, 7 (1)).

P. Bourrelly

CROASDALE H. & FLINT E.A., 1988 - **Flora of New Zealand, freshwater Algae, Chlorophyta, Desmids with ecological comments [redacted] their habitats.** Botany Division, DSIR, Christchurch, New Zealand. Vol. II. 147 pages, 61 pl.

Dans ce volume, les auteurs étudient les genres *Actinotaenium*, *Cosmarium*, *Cosmocladium*, *Spinocosmarium* et *Xanthidium* provenant d'une centaine de stations pour lesquelles sont précisés l'altitude, la température, la profondeur, le pH, la conductivité et la teneur en calcium.

267 taxons sont décrits dont 129 espèces de *Cosmarium*, 14 d' *Actinotaenium*, 13 de *Xanthidium*, 2 *Cosmocladium* et 1 *Spinocosmarium*. Les auteurs présentent 2 taxons nouveaux de *Cosmarium* et une nov. comb. de *Xanthidium*. On trouve aussi une courte biographie de 4 algologues qui ont travaillé sur les Desmidiées de Nlle Zélande: RALFS, MASKELL, NORDSTEDT et SKUJA.

Enfin, 9 très belles planches en couleurs présentent quelques uns des points de récolte.

Un ouvrage intéressant surtout par son excellente illustration.

P. Bourrelly

ROUND F.E., 1988 - **Proceedings of the 9th International Diatoms Symposium.** 1 vol., 480p. (*Biopress Ltd, Bristol et Koeltz, Königstein*).

Ce 9ème Symposium s'est tenu à Bristol, en août 1986. Le compte-rendu a été publié sous la direction de F.E. ROUND. Il renferme 42 articles groupés en 4 séries: 1° - Écologie (13 articles); 2° - Paléoécologie (11 articles); 3° - Cytologie (4 articles); 4° - Systématique (14 articles).

1° - **Écologie**: études de BAILEY-WATTS sur les Centriques d'un lac d'Écosse; de HAWORTH, ATKINSON et NEWELL sur *Melosira*, *Navicula* et *Frustulia* de Grande-Bretagne; COMPERE et DELMOTTE sur les espèces de deux sources thermales de Zambie; de Mc BRIDE sur les diatomées croissant sur substrat artificiel en Australie; de WOOD, FLECHTER et JONES sur les diatomées salissant la coque des navires de la Manche, de l'Océan Atlantique et de la Méditerranée.

FRYXELL montre, par des cultures, le polymorphisme de *Thalassiosira tumida* en fonction des changements du milieu. MARSHALL suit les variations des populations des diatomées du plateau continental du N.E. des U.S.A. CHIN et MA JUNXIANG récoltent les diatomées benthiques du nord de la mer Jaune. CAZAUBON examine le rôle du courant sur la distribution des formes épilithiques de la rivière l'Argens (Provence). RONKKO, SIMOLA et SIIRA étudient les diatomées benthiques des torrents de Finlande; KISS et NAUSCH celles du plancton du Danube; WATANABE, ASAI et HOUKI utilisent les diatomées pour présenter un index de pollution organique; HARKER, CLARKE et ROTHER expérimentent l'activité de broutage des diatomées par les larves de chironomes.

2° - **Paléoécologie**: FOURTANIER et MACHARE s'intéressent aux diatomées marines de l'Eocène-Pliocène du Pérou; SERVANT-VILDARY, PAICHELER et SEMELIN à celles du Miocène lacustre de Turquie; HAJOS précise la stratigraphie des diatomées et silicoflagellés du Miocène de Hongrie. ANDREWS montre l'évolution du genre marin *Delphineis*. RISBERG signale *Terpsinoe americana* dans la flore fossile de la Baltique. STOCKWELL et HARGRAVES examinent la distribution et les variations des spores de *Chaetoceros* dans les sédiments du Golfe de Californie. MARCINIAK se penche sur les *Fragilaria* des dépôts glaciaires des Tatra et des Alpes Suisses. SIMOLA et RONKKO prospectent les groupements de diatomées et leur stratigraphie dans les lacs de Finlande. METCALFE analyse une carotte de sondage dans un lac du Mexique riche en diatomées lacustres.

FRITZ et BATTARBEE analysent les diatomées sédimentaires, dulçaquicoles et saumâtres du nord des U.S.A. TAYLOR, DUTHIE et SMITH discutent sur les rapports diatomées-pH dans les lacs canadiens.

3° - **Cytologie**: MANN et STICKLE montrent les mouvements du noyau lors de la division chez les Diatomées pennées. STICKLE et MANN signalent 4 types de chloroplastes chez *Stauroneis* et suggèrent leur intérêt systématique. WILLIAMS et ROUND précisent les relations phylogénétiques des genres *Synedra*, *Catacombas*, *Hyalosynedra*, *Tabularia* et *Ctenophora*. MANN étudie les variations morphologiques des populations de diatomées raphidées (*Navicula*, *Caloneis*, *Stauroneis*, *Neidium*, *Cymatopleura*).

4° - **Systématique**: Signalons une mise au point de HAKANSSON sur *Cytotella bodanica* et les espèces voisines; de SERIEYSSOL sur *Cyclotella perforata* et sur *Fragillaria zeilleri*. SULLIVAN précise la morphologie de *Glyphodesmis eximia* en M.E. FUKUSHIMA *et al.* nous renseignent sur la variabilité de *Diatoma vulgare* et ses variétés. REICHARDT décrit une nouvelle espèce des eaux douces du Mexique. IDEI et KOBAYASI examinent en microscopie électronique le type de *Diploneis parva*. KEMP et PADDOCK montrent que *Stigmaphora* est un genre différent de *Mastogloia*. JOHN étudie la morphologie et l'écologie de *Navicula elegans* d'Australie. MAYAMA et KOBAYASI suivent, en microscopie électronique, les variations morphologiques de *Navicula atomus*. COX montre l'intérêt systématique de l'étude du chloroplaste dans le genre *Pinnularia*. UEYAMA et KOBAYASI décrivent une nouvelle espèce de *Gomphonema* proche de *G. sphaerophorum*. KOBAYASI et KOBAYASI étudient en M.E. *Epithemia reticulata* et les espèces proches. WENDKER et GEISSLER grâce aux cultures précisent la morphologie de *Nitzschia palea* et *N. gandersheimiensis*.

P. Bourrelly

VINCENT W.F., 1988 - **Microbial Ecosystems of Antarctica**. Cambridge University Press, Cambridge. 304p. Prix £ 37,5 - $ 75.

Warwick F. VINCENT nous propose, en langue anglaise, un ouvrage relié de 304 pages, de belle présentation, avec, en couverture, une photographie de microscopie électronique à balayage montrant un fragment de tapis algaire à Cyanophycées du fleuve Fryxell. Cette publication s'intègre dans la série intitulée Studies in Polar Research.

Contrairement à la plupart des travaux traitant de l'écologie antarctique qui sont consacrés aux manchots, aux éléphants de mer et à la macrofaune en général, W.F. VINCENT fait une excellente mise au point sur l'état des connaissances relatives à la microflore et à la microfaune des régions polaires australes. Il passe ainsi en revue les différents écosystèmes, à savoir: - neige et glace d'eau douce; - glace marine; - rebord de la banquise; - pleine mer; - benthos marin; - lacs et cours d'eau; - sol; - roches. Pour chaque cas, l'auteur décrit les caractéristiques de l'environnement et détaille la structure des communautés de microorganismes ainsi que leurs processus physiologiques.

On découvre ainsi l'importance des microalgues, des microchampignons, des bactéries et des protozoaires dans ces écosystèmes aux conditions climatiques particulièrement sévères. Parmi les algues, les groupes les plus représentés sont les Chlorophytes, les Chromophytes (avec les Diatomophycées) et les Schizophytes (avec les Cyanophycées ou Cyanobactéries). Pour les champignons, on rencontre surtout les Actinomycètes, des Chytridiomycètes et des levures tandis que pour les bactéries on a surtout affaire à des cocci et des bacilles. Enfin, les protozoaires les plus fréquents sont des amibes, ciliés, flagellés, foraminifères, radiolaires et tardigrades.

L'auteur nous rappelle la très récente prise de conscience de l'existence du nanoplancton (dimensions entre 2 et 20μm) et du picoplancton (dimensions inférieures à 2μm) en milieu marin et les développements nouveaux de certaines recherches dans cette voie. Il nous informe aussi que, dans l'Océan Austral (dont

la superficie totale atteint 17.000.000km², soit 8% de l'ensemble des océans), on rencontre, sur les fonds situés entre 500 et 1.000m de profondeur, des dépôts considérables de tests ou frustules siliceux de diatomophycées qui représentent 60 à 80% des dépôts actuels mondiaux, en même temps que d'énormes quantités de spicules d'éponges.

Des informations intéressantes sont également fournies sur certains types de sédiments propres aux régions arctiques, tels que la cryoconite ou poussière de roche froide observée dans des trous de la calotte glaciaire et la mirabilite ou sulfate de sodium déposé sur la banquise de Mac Murdo, ainsi que sur les organismes qui les colonisent.

A la lecture de l'ouvrage, on s'aperçoit que, chaque année, 27.000 tonnes de nitrate (NO_3^-) et 19.000 tonnes d'ammonium (NH_4^+) sont déposées sur la glace de l'Antarctique (12.000.000 de km² de territoire couvert et de 3.000.000 à 20.000.000 de km² de banquise). Les nitrates proviendraient soit de l'ionisation de l'azote atmosphérique par les rayons ultra-violets ou par l'émission, depuis le soleil, de particules chargées, soit de la fixation de l'azote atmosphérique par les aurores boréales. Ces dépôts constituent l'élément nutritif de base des microorganismes dont bon nombre restent encore à décrire.

Après une revue des différentes stratégies mises au point par les protozoaires et les microphytes pour répondre aux caractéristiques climatiques de l'Antarctique (choix des sites géothermiques actifs comme habitat, formation de nouvelles protéines, supercooling, apparition de sucres-alcools, saturation de la photosynthèse à basse intensité des radiations utiles, forte concentration en pigments, survie à l'état sec...), l'auteur brosse un rapide tableau des connaissances sur les microbes en région antarctique, sur la dispersion des microorganismes en général et sur la possible eutrophisation de cette contrée du globe.

L'ouvrage se termine par un glossaire très pratique et par deux appendices, le premier (19 pages) fournissant des données climatiques sur l'Antarctique, le second (7 pages), contenant des informations générales sur l'environnement de ce territoire.

Tous ceux qui s'intéressent aux régions polaires et aux microorganismes qui s'y dévelopent, ne peuvent que trouver satisfaction à la lecture du travail de W.F. VINCENT. La bibliographie, réalisée avec un soin extrême (481 références) leur fournira tous les détails qu'ils pourraient souhaiter.

A. Couté

LEMBI C.A. & WAALAND J.R. (Eds.), 1988 - **Algae and human affairs.** Cambridge University Press, Cambridge, vii-590p. Prix: £ 45, $ 64.5.

Cet ouvrage collectif (30 auteurs) déploie, conformément à son titre, l'immense éventail des interfaces entre homme et algues. Dans le sommaire condensé qui suit, les 5 parties de l'ouvrage sont conservées mais les subdivisions en chapitre sont escamotées:

- les algues dans la nature: évolution, classification, productivité, deux exemples-types très tranchés de peuplements (ceux des récifs coralliens et ceux des Grands Lacs Laurentiens);

- les algues comme nourriture (culture, composition, économie): *Porphyra*, Laminariales comestibles, autres algues marines de collecte artisanale ou massive, ou de culture, *Spirulina* (et ses applications thérapeutiques), composés indésirables d'origine algale ou microbienne accompagnant la récolte ou la culture des algues (ou: de quoi pondérer les enthousiasmes irréfléchis pour les produits dits écologiques);

- les algues dans l'industrie, la protection de l'environnement et l'agriculture: composés exploités (alginates, carragénines, agars, lipides), traitement des eaux résiduelles et possibilités de récupération (papier, méthane, engrais, énergie, etc.), systèmes algues-bactéries intégrés, production d'hydrogène, exploitation des algues fossiles (diatomite, chaux, pétrole) et applications stratigraphiques, usages agricole (apport en azote, consolidation du sol, régulateurs de croissance);

- les effets nocifs des algues: proliférations de Dinoflagellés, Cyanophycées d'eau douce toxiques, salissures marines, algues "mauvaises herbes";

- perspectives: les algues et la conquête de l'espace, possibilités d'amélioration génétique, le futur de la "phycotechnologie" (mot de R.A. Lewin).

La présentation, le choix des auteurs et la densité de l'information présentée sont remarquables. Les aspects les plus modernes, voire encore prospectifs, ne sont pas omis: production d'hydrogène ou d'électricité, extraction des lipides comme source d'énergie, algues de l'espace; certains des auteurs n'hésitent pas à donner des coûts en dollars... On peut aussi mesurer les progrès de la phycologie depuis "Algae, man and environment" édité par D.F. Jackson en 1968. Achat, lecture et consultation de cette bible sont donc vivement recommandés, et l'on saura gré à la Phycological Society of America d'avoir parrainé et financé la réalisation de cet ouvrage.

A. Sournia

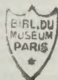
ANAGNOSTIDIS K. et KOMAREK J., 1988 - **Modern approach to the Classification system of Cyanophytes, 3. Oscillatoriales.** *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 80, 1-4 (*Algol. Stud.* 50-53): 327-472.

Le groupe *Oscillatoria Phormidium Lyngbya* est étudié et redéfini. Neuf nouveaux genres sont proposés: *Hormoscilla, Jaaginema, Komvophoron, Leptolyngbya, Limnothrix, Planktolyngbya, Pseudophormidium, Planktothrix* et *Tychonema*. Le genre ancien *Blennothrix* Kützing, 1843, est remis en valeur. La classe des Oscillatoriales avec 43 genres est divisée en 6 familles: Borziaceae, Pseudanabaenaceae, Schizotrichaceae, Phormidiaceae, Oscillatoriaceae et Homeotrichaceae. 35 planches d'illustrations et 13 tableaux complètent ce travail. Nous avons là un très intéressant mémoire, fortement documenté (30 pages de bibliographie) qui met un peu d'ordre dans l'ensemble complexe des Oscillatoriales.

Nous nous posons cependant, une question: était-il vraiment indispensable de créer de nouveaux genres ?

P. Bourrelly

TABLE DU TOME 10



Commission paritaire 16-1-1986 - N° 60590
Dépôt légal n° 14809 - Imprimerie de Montligeon
Sortie des presses le 20 novembre 1989
Imprimé en France
Éditeur : A.D.A.C. (Association des Amis des Cryptogames)
Président : A. Couté; Secrétaire : D. Lamy
Trésorier : R. Baudoin; Directeur de la publication : H. Causse